SÉRIE : C
N° D'ORDRE : 160
N° DE SÉRIE : 49

THESE

présentée

devant L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. Sciences du Comportement et de l'Environnement

pour obtenir

Le grade de Docteur es-Sciences Naturelles

par

Raoul MICHEL

Contribution à l'étude des facteurs de régulation de la tendance à voler chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (FORSKÅL).

Soutenue le 22 Juin 1972 devant la Commission d'Examen

M. RICHARD — Président

M. LEFEUVRE
M. HASKELL
M. JOLY
M. LE BERRE
— Examinateurs

SÉRIE : C
N° D'ORDRE : 160
N° DE SÉRIE : 49

THESE

présentée

devant L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. Sciences du Comportement et de l'Environnement

pour obtenir

Le grade de Docteur es-Sciences Naturelles

par

Raoul MICHEL

Contribution à l'étude des facteurs de régulation de la tendance à voler chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (FORSKÅL).

Soutenue le 22 Juin 1972 devant la Commission d'Examen

M. RICHARD	Président
M. LEFEUVRE M. HASKELL M. JOLY M. LE BERRE	Examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITE DE RENNES

U.E.R. issues de la FACULTE DES SCIENCES

Doyens Honoraires

M. MILON Y.
M. TREHIN R.
M. SCHMITT M.
M. LE MOAL H.
M. MARTIN Y.
M. BOCLE J.

Professeurs Honoraires

M. FREYMANN R.
M. HAGENE P.
M. POISSON R,
M. ROHMER R.
M. TREHIN R.
M. SALMON-LEGAGNEUR F.
M. des ABBAYES H.
M. MILON Y.

Maîtres de Conférences Honoraires

M. GRILLET L.
M. LECRECQ A.

Mathématiques

Professeurs

Melle CHARPENTIER M.
M. GUERINDON J.
M. METIVIER M.
M. GIORGIUTTI I.
M. BRUNEL A.
M. TOUGERON J.C.

Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

M. LEGOUPIL J.
M. HOUDEBINE J.
M. EUVRARD D.
M. LIEUTAUD M.
M. NEDELEC J.C.
M. VERJUS J.P.
M. TRILLING L.
M. KEANE M. (Professeur associé)
M. GILDELAMADRID (Prof. associé)

Physique

M. VACHER M.
M. VIGNERON L.
M. LE BOT J.
Mme ROBIN née SALOMOND
M. ROBIN S.
M. LE MONTAGNER S.
M. MEVEL J.Y.
M. MEINNEL J.
M. REGENSTREIF E.
M. BRUN P.
M. LE ROUX E.
M. DUBOST
M. GUIDINI
M. HAEUSLER C.
M. ARQUES P.Y.
M. DECAMPS E.
M. NUSIMOVICI M.A.

Chimie

M. VENE J.
M. LEVAS E.
M. PELTIER D.
M. PRIGENT J.
M. JOUAN P.
M. FOUCAUD A.
M. LANG J.
M, CARRIE R.
M. GUERILLOT C.
M. KERFANTO M.
M. DABARD R.
M. GRANDJEAN D.
M. LUCAS J.
M. DUVAL J.
M. TALLEC A.

Zoologie

M. RICHARD G.
M. MAILLET P.
M. BOISTEL J.
M. RAZET P.
M. FOLLIOT R.
M. ALLEGRET P.
M. MANIEY J.
M. JOLY J.
M. POSTEL (Professeur associé)
M. LEFEUVRE J.C.

Botanique

M. VILLERET S.
M. CLAUSTRES G.
Melle GOAS M.
Melle GOAS G.
Mme LEMOINE C.
M. TOUFFAIT

Géologie

M. COGNE J.
Melle DURAND S.
M. PHILIPPOT A.
M. BOILLOT G.
M. HAMEURT J.

Le Secrétaire Général de l'Université

M. BOURDIGUEL R.

AVANT-PROPOS

Avant d'aborder l'exposé de mes recherches, il m'est très agréable d'exprimer ma profonde reconnaissance à Monsieur le Professeur RICHARD qui voulut bien m'accepter comme assistant dans son laboratoire. Il m'initia à l'Ethologie et me conseilla au cours de l'étude du sujet passionnant qu'il voulut bien me confier. Qu'il en soit très sincèrement remercié.

Monsieur le Professeur P. JOLY a bien voulu me faire profiter de ses grandes connaissances du criquet et m'a donné de judicieux conseils. Qu'il soit assuré de ma respectueuse reconnaissance.

Monsieur le Docteur HASKELL s'est, depuis le tout début, intéressé à mes recherches. Ses conseils, ses encouragements et ses critiques me furent toujours très précieux. Je suis très heureux de lui exprimer ici mes très sincères remerciements.

Je remercie très vivement Monsieur le Professeur LE BERRE qui a toujours montré un bienveillant intérêt pour mes travaux d'avoir bien voulu venir les juger.

Je suis très reconnaissant à Monsieur le Professeur LEFEUVRE des conseils dont il m'a fait bénéficié et d'avoir accepté de participer à ce jury.

Je remercie très sincèrement Monsieur le Professeur ALLEGRET de l'excellent accueil que j'ai reçu dans son laboratoire et de l'aide matérielle qu'il m'a apportée.

Je remercie vivement Monsieur le Professeur J. JOLY de l'aide matérielle dont il m'a fait bénéficié et des conseils avisés qu'il m'a donnés en technique microphotographique .

Monsieur le Professeur LE BOT et Messieurs COLIN, GAUER et RIALX m'ont beaucoup aidé à concevoir et à réaliser le manège individuel et l'ensemble enregistreur sans lesquels mes travaux n'auraient pu être entrepris. Je les en remercie tout particulièrement.

Je remercie vivement Monsieur le Professeur GIRARDIE de m'avoir initié à la technique de destruction des cellules par électrocoagulation.

Monsieur LANGOUET m'a apporté son précieux concours pour l'analyse des éclairements que j'ai été amené à utiliser. Je l'en remercie sincèrement.

Le traitement mathématique des résultats m'a été grandement facilité grâce aux conseils avertis de Monsieur LE CALVE. Je lui adresse ici mes vifs remerciements.

Je suis très heureux de remercier Madame BERNARD de l'aide qu'elle m'a apportée dans la partie histologique de ce travail.

Je remercie vivement Monsieur BADOUL, Madame BUFFE, Monsieur BUFFE, Madame FORASTE, Messieurs LEVEILLE et STEINHART dont l'aide m'a été précieuse au cours de mes recherches.

SOMMAIRE

	PAGES
INTRODUCTION GENERALE	1
I - LE VOL CHEZ LES INSECTES	1
II - ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR L'ACTIVITE LOCOMOTRICE DES ACRIDIENS GRANDS MIGRATEURS, EN PARTICULIER CELLE DE *SCHISTOCERCA GREGARIA*	5
A - GENERALITES	5
B - COMPORTEMENT LOCOMOTEUR DES LARVES	7
1 - Observations dans la nature	7
a - Populations dispersées	7
b - Bandes larvaires	7
2 - Etude au laboratoire	8
C - COMPORTEMENT LOCOMOTEUR DES ADULTES	10
1 - Observations dans la nature	10
a - Populations dispersées	10
b - Essaims	11
2 - Etude au laboratoire	14
a - Marche	14
b - Vol	15
α - Utilisation des réserves énergétiques	16
β - Régulation nerveuse	17
c - Autres résultats	18
III - BILAN	19
MATERIEL ET TECHNIQUE	20
I - ELEVAGE	20
II - TECHNIQUES DE RECHERCHE - MANEGES	21
III - TECHNIQUES OPERATOIRES ET HISTOLOGIQUES	24
IV - REMARQUES SUR LA METHODE UTILISEE	24

PAGES

RESULTATS

I - INFLUENCE SUR LE VOL DE LA DENSITE DES CRIQUETS DANS L'ELEVAGE 26

A - ELEVAGE EN GROUPE DEPUIS DE NOMBREUSES GENERATIONS 26

B - ELEVAGE EN ISOLEMENT "DEGREGARISATION" 27

C - ELEVAGE EN GROUPE DE CRIQUETS ELEVES AU PREALABLE EN ISOLEMENT OU DESCENDANT DE PARENTS OU DE GRANDS-PARENTS ISOLES DEPUIS UN NOMBRE VARIABLE DE GENERATIONS "GREGARISATION" 27

1 - Groupement à la mue imaginale 27

2 - Groupement à l'éclosion 28

3 - Comparaison des types de groupement 29

II - INFLUENCE DU SEXE ET DE L'ACTIVITE SEXUELLE 30

A - SEXE 31

B - ACTIVITE SEXUELLE 31

1 - Accouplement et copulation 31

2 - Ponte 31

III - INFLUENCE DU VIEILLISSEMENT 32

A - CRIQUETS ELEVES EN GROUPE DEPUIS DE NOMBREUSES GENERATIONS 33

B - CRIQUETS ELEVES EN ISOLEMENT DEPUIS UN NOMBRE VARIABLE DE GENERATIONS 35

IV - INFLUENCE DE L'AGE DES CRIQUETS LORS DU PREMIER TEST. ACTION DE L'ACTIVITE DE VOL SUR ELLE-MEME 37

V - INFLUENCE DES STIMULI VIBRATOIRES 41

A - VOL EN ESSAIM ARTIFICIEL 41

B - EXEMPLES D'INTERACTIONS 43

VI - INFLUENCE DE LA LUMIERE ET DE L'OBSCURITE 46

A - RESULTATS OBTENUS 47

B - INTERPRETATION DES OBSERVATIONS DE TERRAIN 48

C - ROLE DES YEUX ET DES OCELLES DANS L'INDUCTION ET LA CESSATION DU VOL 49

PAGES

VII - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE 51

VIII - INFLUENCE DU SYSTEME NEUROENDOCRINIEN 54

A - PRECISIONS MORPHOLOGIQUES 54

B - ROLE DES GLANDES PROTHORACIQUES OU "GLANDES VENTRALES" 57

C - ROLE DES CORPORA ALLATA 60

1 - Ablation 60

2 - Implantation de *Corpora allata*. Injection d'un mimétique d'hormone juvénile 61

D - ROLE DES CORPORA CARDIACA 62

1 - Ablation 62

2 - Implantation 62

E - ROLE DE LA PARS INTERCEREBRALIS 64

IX - DISCUSSION - CONCLUSION 66

BIBLIOGRAPHIE 78

INTRODUCTION GENERALE

I - LE VOL CHEZ LES INSECTES.

La dispersion chez les insectes peut être accidentelle, mais très souvent elle se trouve intégrée dans les cycles biologiques de l'espèce. La plupart des insectes qui imigrent se déplacent en fonction de leur maturation physiologique et dans le cas le plus simple des endroits où ils ont subi la mue imaginale vers ceux où ils se reproduisent.

Cet ensemble est à juste titre considéré comme un moteur de l'évolution du vol (WIGGLESWORTH, 1963 ; JOHNSON, 1963 ; RAINEY, 1965). Mais les déplacements ainsi effectués peuvent se faire dans des conditions et sous des modalités très diverses de temps et d'espace. Ces migrations sont bien plus fréquentes qu'on ne l'imaginait encore récemment.

Bien entendu l'originalité du vol comme mode de locomotion et le rôle biologique important qu'il assume, ont suscité de nombreuses recherches tant dans la nature qu'au laboratoire. Très schématiquement, nous pouvons évoquer comme suit les grandes options scientifiques en ce domaine.

- options morphologiques et anatomiques destinées à préciser la mécanique même du vol : structure de la membrane alaire, structure de l'articulation de l'aile sur le segment thoracique correspondant, analyse des muscles thoraciques, analyse du système nerveux central ou périphérique impliqué dans les diverses phases du vol.

- option neurophysiologique destinée à l'étude approfondie des mécanismes permettant à l'insecte de coordonner les mouvements des ailes entre eux, avec les autres mouvements du corps (pattes, tête, abdomen) ou avec les

évènements du milieu extérieur (conservation de la direction, de l'altitude, de l'"assiette" de vol).

- option physiologique métabolique destinée à connaître les mécanismes de synthèse, de stockage et d'utilisation des réserves en rapport avec le vol ou avec sa possibilité d'expression. Ces mécanismes doivent d'ailleurs être coordonnés avec ceux qui président à la régulation thermique, à l'oxygénation, à la régulation de la reproduction ou des autres fonctions vitales de l'insecte.

- option physiologique endocrinienne qui vise à l'étude du rôle coordinateur des diverses secrétions du système nerveux ou des glandes liées dans les cycles biologiques de l'individu.

- option écoéthologique qui tend à préciser les conditions du milieu permettant au vol de s'exprimer et de se réaliser, et qui analyse l'action en retour du vol sur le milieu extérieur ou intérieur de l'insecte.

Pour donner brièvement une idée de la complexité de tous ces problèmes, soulignons qu'en général l'ovogenèse s'oppose au vol, mais que celui-ci diminue la durée de la maturation sexuelle, L'opposition de ces deux fonctions est telle que certains individus reproducteurs peuvent ne plus acquérir les structures nécessaires au vol (femelles de Lépidoptères, de Diptères, etc...) ou les perdent après la période de vol (Fourmis, Termites, etc...). Par ailleurs chez les espèces qui migrent, le déplacement peut être le fait des femelles mais pas obligatoirement celui des mâles. Sur le plan du comportement un même antagonisme se manifeste entre la locomotion aérienne et la locomotion terrestre ; cet antagonisme fait alterner les deux formes de déplacement chez le même animal au cours de sa maturation ou chez une même espèce au cours des cycles biologiques successifs (Pucerons).

Malheureusement les causes profondes de l'envol comme les facteurs d'entretien du mouvement migratoire sont pratiquement inconnues. LE BERRE (1967) souligne combien l'étude de cette pulsion est souvent négligée. On peut invoquer la sécheresse, un climat défavorable, une modification ou une diminution de la nourriture pour expliquer la migration (VOLKONSKY, 1942 ;

KENNEDY, 1956). Ces facteurs peuvent expliquer certains cas de migration mais les exemples abondent de départ de mouvement migratoire sans raréfaction ni modification de nourriture et sans perturbation grave du climat. Il est indispensable, pour analyser complètement la tendance locomotrice migratoire persistante, de faire appel à des stimuli internes puisque le comportement ne semble pas alors affecté par des stimuli externes qui, à d'autres moments, provoqueraient la cessation du vol (JOHNSON, 1965, 1969).

Une analyse de ces problèmes appliquée à des insectes dont le type de mouvement migratoire est simple (les Acridiens grands migrateurs par exemple) devrait apporter des éléments utiles de réponse.

Il existe des milliers d'espèces d'acridiens susceptibles sous l'action de facteurs biotiques ou abiotiques particuliers de se multiplier considérablement. Il peut n'en résulter qu'un accroissement numérique, la concentration des individus n'étant pas nécessairement modifiée si les individus "s'ignorent" mutuellement. Mais il peut en résulter aussi des rassemblements denses d'un type nouveau lorsque les insectes interagissent les uns sur les autres : le phénomène de "grégarisme" qui s'installe alors retentit sur la morphologie, la physiologie et le comportement des individus groupés. On ne connaît pas tous les acridiens susceptibles de se grégariser, tant s'en faut, et les perturbations des habitats naturels dues notamment à l'exploitation de la terre par l'homme sont susceptibles de révéler à ce titre de nouvelles potentialités (UVAROV , 1926 a,b).

Il semble donc que les acridiens migrateurs représentent non pas les seuls cas d'aptitude à la grégarisation mais des cas extrêmes, notamment les criquets dits "grands migrateurs" en particulier, le criquet Pelerin, *Schistocerca gregaria*, dont l'aire de répartition peut s'étendre sur 28 millions de km^2 soit le 1/5 de la surface terrestre (fig. 1).

Des criquets sont dits grands migrateurs quand ils ont une activité locomotrice particulièrement importante. Les individus appartenant aux populations groupées se déplacent beaucoup que ce soit à l'état larvaire ou à l'état adulte. Au contraire lorsque les populations sont dispersées, les

Fig. 1 - Aire maximale connue des invasions de *Schistocerca gregaria*.

animaux se déplacent peu (caractères sédentaires). Par ailleurs la densité du groupement réagit sur le moment du nycthémère où les animaux se déplacent : les criquets grégaires se déplacent en général le jour alors que les criquets dispersés se déplacent la nuit.

II - ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR L'ACTIVITE LOCOMOTRICE DES ACRIDIENS GRANDS MIGRATEURS , EN PARTICULIER CELLE DE *SCHISTOCERCA GREGARIA*.

A - GENERALITES.

Nous expliciterons tout d'abord ce que l'on entend par criquets "solitaires" ou "grégaires". Pendant longtemps, les critères de morphologie et de comportement ont conduit les entomologistes à séparer dans le genre *Locusta* deux espèces distinctes : *migratoria* et *danica*. Cependant diverses observations dans la nature et des expériences de laboratoire (PLOTNIKOV, 1915 ; UVAROV, 1921) ont montré qu'il suffit d'élever en isolement des *migratoria* pour obtenir des *danica* ou de grouper des *danica* pour obtenir des *migratoria*. Il ne s'agit que d'une seule et même espèce dont les formes sont la conséquence d'un effet de groupe exprimé au travérs de chaque physiologie individuelle. Des résultats analogues obtenus ensuite avec d'autres espèces d'acridiens par UVAROV, 1923 ; PLOTNIKOV, 1924, 1927 ; FAURE, 1923, 1932, 1933, ont amené UVAROV a formuler en 1921 la "Théorie des phases" suivant laquelle les phases solitaire et grégaire sont les deux extrêmes d'une série polymorphe continue. Cette série s'exprime dans les critères suivants d'ordre morphologique, physiologique, éthologique, et écologique : taille, poids, forme, pigmentation, capacité de survie, rythme de développement, potentiel de reproduction, activité locomotrice. Les criquets solitaires sont sédentaires, les criquets grégaires sont susceptibles de longues migrations. Ces modifications peuvent ne pas être synchrones (KENNEDY, 1951).

Il faut souligner que la plupart des auteurs attribuent au comportement une valeur particulière dans l'établissement et le maintien des caractères phasaires. Selon UVAROV (1928, 1962, 1966) c'est même le facteur le plus important vis à vis du déclenchement des pullulations dont découlent d'immenses ravages. Divers facteurs biotiques ou abiotiques (KENNEDY, 1939) peuvent favoriser la concentration des insectes aux lieux de ponte et sur les plages ensoleillées, les perchoirs (sites de repos), les ilôts de verdure ou des plantes préférentielles. Les auteurs qui ont observé ce phénomène (UVAROV, 1928, 1929 ; KENNEDY, 1937 ; CLARK, 1949 ; CHAPMAN, 1957 ; DE WET et WEB, 1952, ELLIS et ASHALL, 1957 ; BURNETT, 1951 ; ELLIS, 1962, 1963 a ; ALBRECHT, 1964) remarquent que cette densification des animaux conduit à une grégarisation progressive dont il résultera entre autre, une énorme augmentation de l'activité locomotrice. Récemment, encore ce processus a été observé par ROFFEY et POPOV (1968) et ROFFEY (1969). L'inverse, c'est-à-dire une dégrégarisation progressive est possible sous l'effet d'un changement des conditions du milieu (ROFFEY et al., 1970).

C'est l'importance économique des acridiens "ravageurs" mais aussi l'intérêt considérable suscité chez les biologistes par le phénomène phasaire qui sont causes de très nombreuses observations de terrain et expériences de laboratoire publiées dans les quarante dernières années.

Cependant, on doit remarquer le petit nombre relatif de travaux consacrés au comportement locomoteur proprement dit. Quelques uns de ses aspects devant faire l'objet du présent travail, nous analyserons les recherches déjà effectuées sur l'activité générale et plus particulièrement celles ayant porté sur le comportement et sa régulation.

B - COMPORTEMENT LOCOMOTEUR DES LARVES.

1 - OBSERVATIONS DANS LA NATURE.

a) POPULATIONS DISPERSEES. Les données relatives au comportement diurne des larves vivant en isolement sont très fragmentaires car, du fait de leur dispersion, ces larves n'attirent guère l'attention. La plupart des résultats portent en fait sur des animaux faiblement groupés. Leur activité générale est relativement faible chez *Schistocerca* (KENNEDY, 1939, 1945), *Nomadacris* (BURNETT, 1951), *Locusta* (DESCAMPS, 1962 a) et *Locustana* (SMIT, 1960 ; PICK et LEA, 1970). L'activité nocturne de ces larves est inconnue.

b) BANDES LARVAIRES. Les observations concernant les larves grégaires sont plus nombreuses. L'activité locomotrice des larves fut étudiée en particulier chez *Schistocerca gregaria* par UVAROV (1928), FRAENKEL (1929) ; DE LEPINEY (1930), KENNEDY (1945) et ELLIS et ASHALL (1957) ; chez *Locusta migratoria* par UVAROV (1928), FAURE (1932), ZOLOTAREVSKY (1930, 1933) ; chez *Dociostaurus maroccanus* par CHAUVIN (1947) ; chez *Chortoicetes terminifera* par CLARK (1947, 1949) et chez *Locustana Pardalina* par DE WET et WEB (1952).

Schématiquement, on peut traduire le cycle quotidien des larves de *Schistocerca* de la manière suivante : si la température est faible, les larves n'abandonnent qu'au lever du soleil le perchoir sur lequel elles ont passé la nuit ; par contre, par temps chaud, l'activité peut débuter avant l'aube (KENNEDY, 1939 ; CHAPMAN, 1955, 1959 ; ELLIS et ASHALL, 1957). Ceci pose de suite la probabilité d'une sommation hétérogène des effets de la lumière et de la température dans le déclenchement de l'activité motrice des insectes.

Après une période d'alimentation puis de réchauffement, les larves peuvent se mettre en marche. Le départ est lié à une augmentation progressive des stimuli interindividuels dont le début s'observe au cours de l'alimentation.

Les larves cessent de se déplacer pendant les heures chaudes, elles reprennent leur migration collective ensuite. Elles peuvent, si la température s'y prête, continuer leur déplacement pendant une bonne partie de la

nuit. Si, au contraire, la température est trop basse, le mouvement de marche s'interrompt avant ou peu après le coucher du soleil.

Les larves s'alimentent au cours de ces déplacements et les bandes peuvent être arrêtées temporairement par l'activité de prise alimentaire. La cohésion des bandes est assurée par l'inter-attraction des larves et par des réactions optomotrices qui conduisent chaque individu à régler son orientation et son allure sur celles des voisins (UVAROV, 1928 ; KENNEDY, 1939, 1945, 1951 ; VOLKONSKY, 1942 ; ELLIS, 1953). Pour CHAUVIN (1947), les vibrations transmises par les larves joueraient un rôle important dans l'orientation à l'intérieur d'une bande.

Un des caractères fondamentaux de ces déplacements est leur orientation globale dans l'environnement. Les opinions diffèrent cependant sur les facteurs de causalité de cette orientation. Le sens du vent peut jouer un rôle au départ (ELLIS et ASHALL, 1957). La position du soleil (KENNEDY, 1945) et sa chaleur radiante (ELLIS et ASHALL, 1957) interviennent ensuite. La topographie du terrain a aussi son importance, le déplacement se faisant de préférence selon la ligne de plus grande pente (PASQUIER et RUNGS in ELLIS, 1962). En fait, la direction dépend beaucoup de l'inertie grégaire, c'est-à-dire de l'importance des bandes larvaires (KENNEDY, 1945).

2 - ETUDES AU LABORATOIRE.

Les méthodes d'analyse du comportement locomoteur au laboratoire mettent en jeu soit des actographes, soit l'observation directe.

L'activité locomotrice des larves a retenu l'attention de nombreux chercheurs. Cette activité atteint son maximum au milieu de chaque stade et s'accroît d'un stade à l'autre (KEY, 1936 ; EDNEY, 1937 ; ELLIS, 1951, 1953, 1963, 1964 a, b). PHIPPS (1963) étudie l'activité de marche des larves en fonction de facteurs biotiques : l'activité locomotrice est meilleure chez les larves élevées en groupe, au milieu des stades et quand leur tube digestif est vide. Cette activité dépend également de facteurs abiotiques : température, éclairement, hygrométrie, vent, vibration, présence de nourriture et espace disponible.

La marche est suscitée par des stimuli visuels et les contacts physiques (ELLIS, 1953 a, 1959 b). L'olfaction, la vue et l'audition au cours de la marche n'affectent pas sa durée : ce sont les contacts physiques qui interviennent. Le manque d'exercice (élevage en petites cages) intervient mais dans une faible mesure (ELLIS, 1964 a).

Les facteurs qui déterminent la couleur des larves à l'éclosion* interviennent sur la tendance locomotrice (ELLIS, 1959 a ; 1964 a, b ; BOULTON, 1967). De telles différences d'activité ont aussi été observées dans la nature avec une population dispersée de *Locustana* (PICK et LEA, 1970). Les larves de *Locusta*, nées pâles, marchent moins au cours des deux premiers stades que les larves noires. Les différences disparaissent au cours du 3ème stade chez les animaux groupés. Les larves élevées en isolement marchent moins lors des tests que celles élevées en groupes. Il est possible d'entraîner à la marche des larves en les plaçant dans des groupes en marche. Les larves de *Schistocerca* sont plus vite entraînées que celles de *Locusta* (ELLIS, 1963 a, c).

Les auteurs ont depuis longtemps cherché à caractériser les facteurs du milieu intérieur des insectes provoquant les changements caractéristiques des phases à la suite des variations des conditions de vie. Le principe du contrôle hormonal d'un caractère phasaire est formulé pour la première fois par FAURE (1932) avec la "Locustine", cette idée est reprise par CHAUVIN (1941) au sujet d'une "hormone de grégarisme". NOLTE et al. (1970) isolent une phéromone dite "de grégarisme", la "locustone". Elle est produite par le jabot des larves et des adultes, solitaires ou grégaires. Elle se trouve aussi dans les excreta des larves mais pas dans ceux des adultes. Cette phéromone est véhiculable par l'air. Sa réception s'effectue par les stigmates. Elle influe sur la mélanisation, la morphométrie et la fréquence des chiasmas méiotiques (NOLTE, 1964, 1967). Elle favorise aussi le phénomène d'agglomération des individus (GILLETT, 1968).

*A l'éclosion, les larves peuvent être vertes, beiges ou noires.

En fait, dès 1949, JOLY pense que l'ensemble des caractères phasaires doit dépendre d'un contrôle neuroendocrinien. En ce qui concerne l'activité des larves certaines approches ont été réalisées : les glandes ventrales déprimment par leur présence l'activité de marche (CARLISLE et ELLIS, 1963) et, selon la quantité injectée, les corps cardiaques peuvent augmenter ou diminuer la quantité de déplacements (HASKELL et al., 1965).

C - COMPORTEMENT LOCOMOTEUR DES ADULTES.

1 - OBSERVATIONS DANS LA NATURE.

a) POPULATIONS DISPERSEES. L'activité locomotrice des adultes dits "solitaires" reste mal connue comme celle des larves correspondantes en dépit du nombre de chercheurs qui ont tenté de l'observer. Citons entre autres pour *Schistocerca* : MAXWELL DARLING (1934), RAO (1937, 1942, 1960), KENNEDY (1939), VOLKONSKY (1942), ROFFEY (1963) et WALOFF (1963).

Locusta : DAVEY (1953, 1956), DESCAMPS (1961, 1962 b), NICKERSON (1962), REMAUDIERE (1954), UVAROV (1928).

Locustana : BOTHA et JANSEN (1969), PETTY et JANSEN (1970).

Nomadacris : BURNETT (1951), RAINEY et al. (1957), ALBRECHT (1964 a).

Chortoicetes : CLARCK et al. (1969).

Leurs déplacements au sol sont peu importants (KENNEDY, 1939 ; BRUNEAU de MIRE, 1952 ; WALOFF, 1963).

La plupart des observations de vol qui dans la nature ont été effectuées sur des criquets proches de la phase solitaire ont en réalité concerné des individus de populations dispersées. Celles-ci renferment souvent des criquets d'âge et d'état phasaire différents. Il peut même se faire que des espèces et des genres différents d'acridiens coexistent. Le passé des individus composant ces vols est souvent inconnu car le regroupement dépend essentiellement des vents : le niveau de grégarisation est toujours difficile à préciser car des facteurs écologiques interviennent directement sur les caractères phasaires (PASQUIER, 1938 ; ZOLOTAREVSKY et MURAT, 1938 ; MURAT, 1939 ; STOWER et al., 1960) et une grégarisation récente peut expliquer l'existence d'essaims composés d'individus de type solitaire (FAURE, 1937 ; KENNEDY, 1939).

Tout ceci conduit les auteurs à des observations parfois contradictoires de vols diurnes ou nocturnes. Comme le soulignent HASKELL (1962) et ALBRECHT (1967), on ne sait pas si les insectes qui passent dans le faisceau de projecteurs d'observation (ROFFEY, 1963) ont décollé d'un lieu proche ou lointain et on ne sait pas combien de temps le vol peut persister.

RAO (1937, 1942), KENNEDY (1939), VOLKONSKY (1942), ROFFEY (1963), WALOFF (1963), soulignent qu'il existe une certaine sommation hétérogène de la température et de la lumière dans l'induction et le maintien des vols puisque si la température est suffisante, des envols de *Schistocerca* de populations dispersées peuvent se produire au début de la nuit. Le vent et la température de l'air ont une grande importance dans les migrations des populations dispersées (RAO, 1937, 1949, 1960 ; BHATIA, 1939 ; RAO et BHATIA, 1939 ; KENNEDY, 1939 ; VOLKONSKY, 1942 ; RAINEY, 1962 ; WALOFF, 1962) rendant ainsi difficile l'appréciation des capacités de vol propres aux individus.

b) ESSAIMS. Le déplacement locomoteur des imagos grégaires se fait en général au vol, exceptionnellement à la marche ; il est des cas rares où la faible température de l'air interdit le vol, mais où la chaleur radiante du soleil permet la migration à la marche (RUNGS, 1962). Les vols diurnes étant très fréquents, les observations de terrain sont trop nombreuses pour être rapportées ici. Nous citerons simplement des références illustrant les principaux aspects du comportement de vol évoqués dans cette brève analyse. Les vols diurnes peuvent se poursuivre la nuit si le temps le permet (de LEPINEY, 1928 ; UVAROV, 1928 ; REGNIER, 1931 ; PREDTECHENSKY, 1935 ; KENNEDY, 1951 ; WALOFF, 1962 ; ALBRECHT, 1967) où même ils sont régulièrement nocturnes pour certains criquets tel *Anacridium* (DIRSH et UVAROV, 1953 ; POPOV et RATCLIFFE, 1968).

Le cycle quotidien de l'activité des adultes en cours de migration est globalement comparable à celui des larves (de LEPINEY, 1933 ; VOLKONSKY, 1942 ; WALOFF, 1946 ; KENNEDY, 1951), mais si les animaux sont emportés par les courants thermiques ils ne s'arrêtent pas aux heures chaudes de la journée. Les étapes qui conduisent à l'envol des essaims ont été analysés entre autres par les auteurs cités ci-dessus. Précisons simplement que progressivement, au cours de la période de quiescence les criquets se bousculent, sautent, volètent et se posent. De petits groupes s'envolent et volent

de plus en plus longtemps et de plus en plus haut. Après chaque atterrissage, les individus qui composent les groupes sont plus nombreux. Bientôt l'essaim est en l'air et se déplace contre le vent ou avec lui selon la force de celui-ci. Des observations récentes faites depuis le sol ou à bord d'avions, en vision directe,le jour, et au radar la nuit ainsi qu'une étude comparée précise des facteurs météorologiques et du déplacement des essaims pendant une vingtaine d'années ont permis d'approcher les rôles respectifs de la turbulence atmosphérique et des criquets eux-mêmes (RAINEY et WALOFF, 1951 ; RAINEY et al., 1957 ; RAINEY, 1955, 1958, 1962, 1963, 1967 ; RUNGS, 1962 ; WALOFF, 1962 ; RAMANA MURTY et al. (1964).

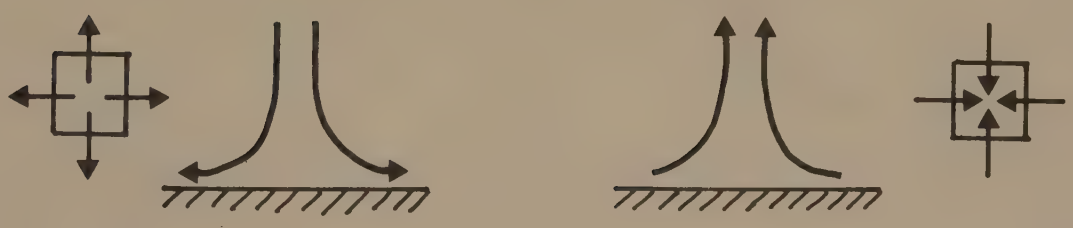
Par temps calme, il peut n'y avoir en vol que les deux tiers environ de la population locale (GUNN et al., 1948 ; WALOFF et RAINEY, 1951 ; RAINEY et WALOFF, 1951 ; RAINEY, 1962, 1963 ; WALOFF, 1953, 1958, 1962) et nombreux sont parmi eux ceux qui volent passivement avec le vent. La vitesse de déplacement des essaims atteint rarement la vitesse du vent car les individus qui les composent atterrissent souvent et se nourrissent entre les envolées. On dit que le déplacement de l'essaim se fait "en rouleau". Schématiquement, les insectes décollent face au vent. Au fur et à mesure de leur prise d'altitude, ils sont entraînés par celui-ci. Ils ont alors le plus souvent un vol non orienté dans l'essaim sauf en bordure où s'observe un comportement particulier [1]. Au bout d'un certain temps, des individus se posent. Ils restent au sol un temps variable puis s'envolent à nouveau. Le vent continue d'emmener la plupart des criquets qui sont en l'air notamment ceux qui se trouvent à la partie supérieure de l'essaim et qui impriment sa vitesse à l'ensemble. Selon la vitesse du vent, sa force portante, la fraction de l'essaim qui vole, l'altitude de celle-ci, son activité motrice, l'essaim se déplacera plus ou moins vite et longtemps ou restera stationnaire (GUNN et al., 1948 ; KENNEDY, 1951 ; RAINEY, 1962, 1963 ; WALOFF, 1958, 1962).

[1] L'effet de bordure "Edge effect" est le suivant. Le corps de l'essaim est formé d'un grand nombre de groupes de criquets volant ou planant selon des directions très variées. Lorsque ces groupes atteignent la périphérie, ils font demi-tour et reviennent à l'intérieur de l'essaim. Il existe une sorte de brassage entre l'extérieur et l'intérieur, brassage entretenu par les stimulations mutuelles. Cet effet garde sa cohésion à l'essaim.

Mais les déplacements des essaims dépendent le plus souvent des courants aériens :

- les courants thermiques ascendants élèvent les criquets et les emportent. Les essaims présentent alors la même forme que les masses d'air : cumuliformes au cours de la journée à cause des courants de convection importants par temps ensoleillé, ils deviennent stratiformes le soir quand ces courants se refroidissent et portent moins les insectes. Dans tous ces déplacements, les criquets ont souvent été observés en train de planer.

- les courants aériens horizontaux dépendent de la convergence et de la divergence des vents (RAINEY, 1963 ; JOHNSON, 1969).



DIVERGENCE CONVERGENCE

L'étude comparée des déplacements des essaims de *Schistocerca* et des données de la météorologie synoptique et de la mésométéorologie (courants en altitude moyenne) a permis de mettre en évidence l'importance du rôle joué par la zone de convergence intertropicale* ou front intertropical, ligne séparant les alizés des deux hémisphères. Notes techniques WMO n° 138 TP 64 et n° 171 TP 85 (cartes 2,3,4). Ce front s'étend de la côte occidentale africaine jusqu'aux Indes. Il est soumis à des oscillations saisonnières (fig. 2,3,4,5), diurnes et intermédiaires, dont les plus importantes sont les premières. Les distances parcourues dans ces conditions par les insectes en migration peuvent atteindre 4 000 km (WALOFF, 1962).

* Les techniques de lutte antiacridienne en tiendront le plus grand compte. (Manuels climatologiques pour la lutte antiacridienne : vent, 1968 ; pluviométrie, 1970 . F.A.O. Rome).

Fig. 2 - Aires de reproduction printanière (mars-juin) et principaux mouvements des essaims.

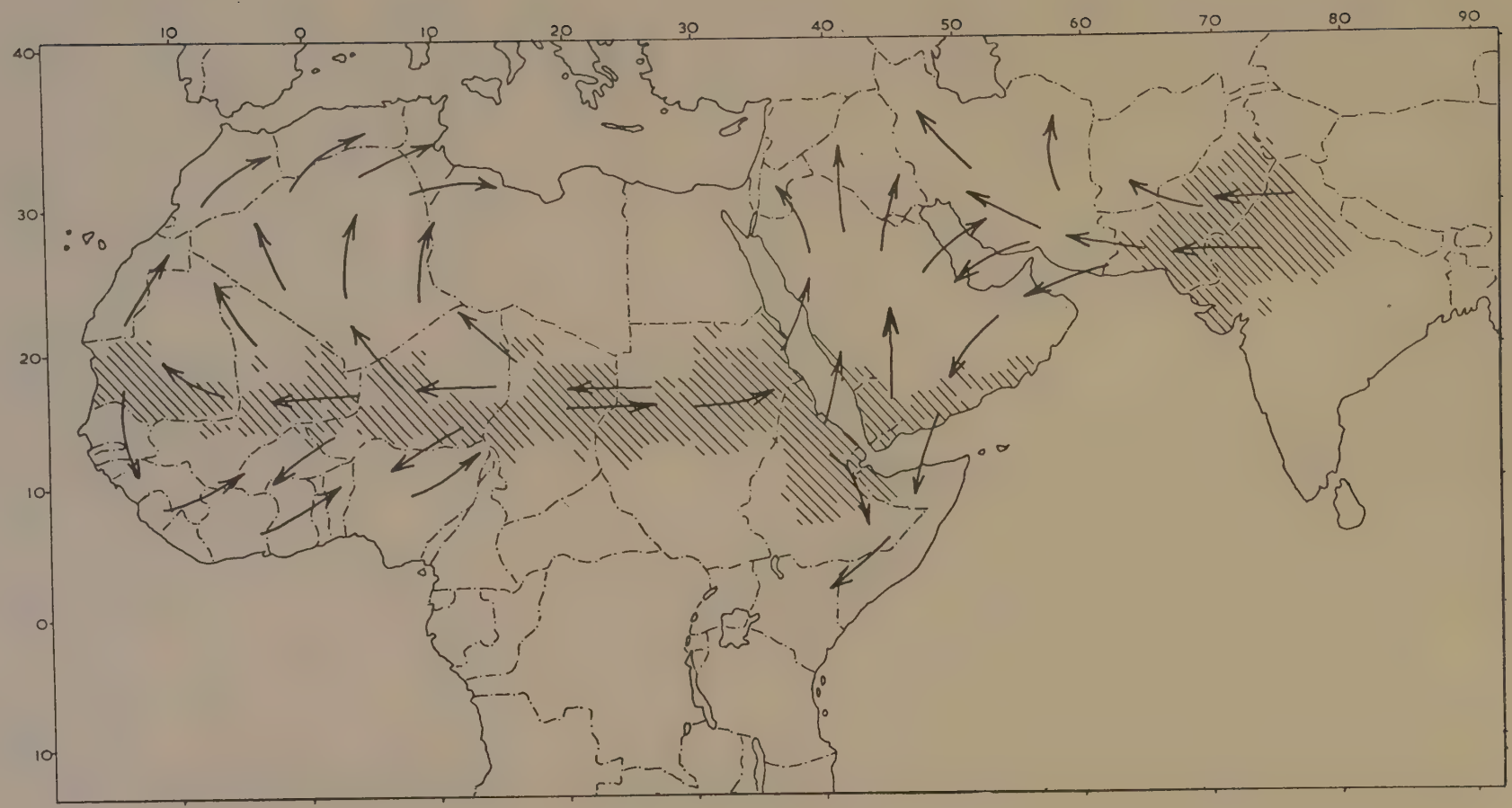


Fig. 3 - Aires de reproduction estivale (août-septembre) et principaux mouvements des essaims.

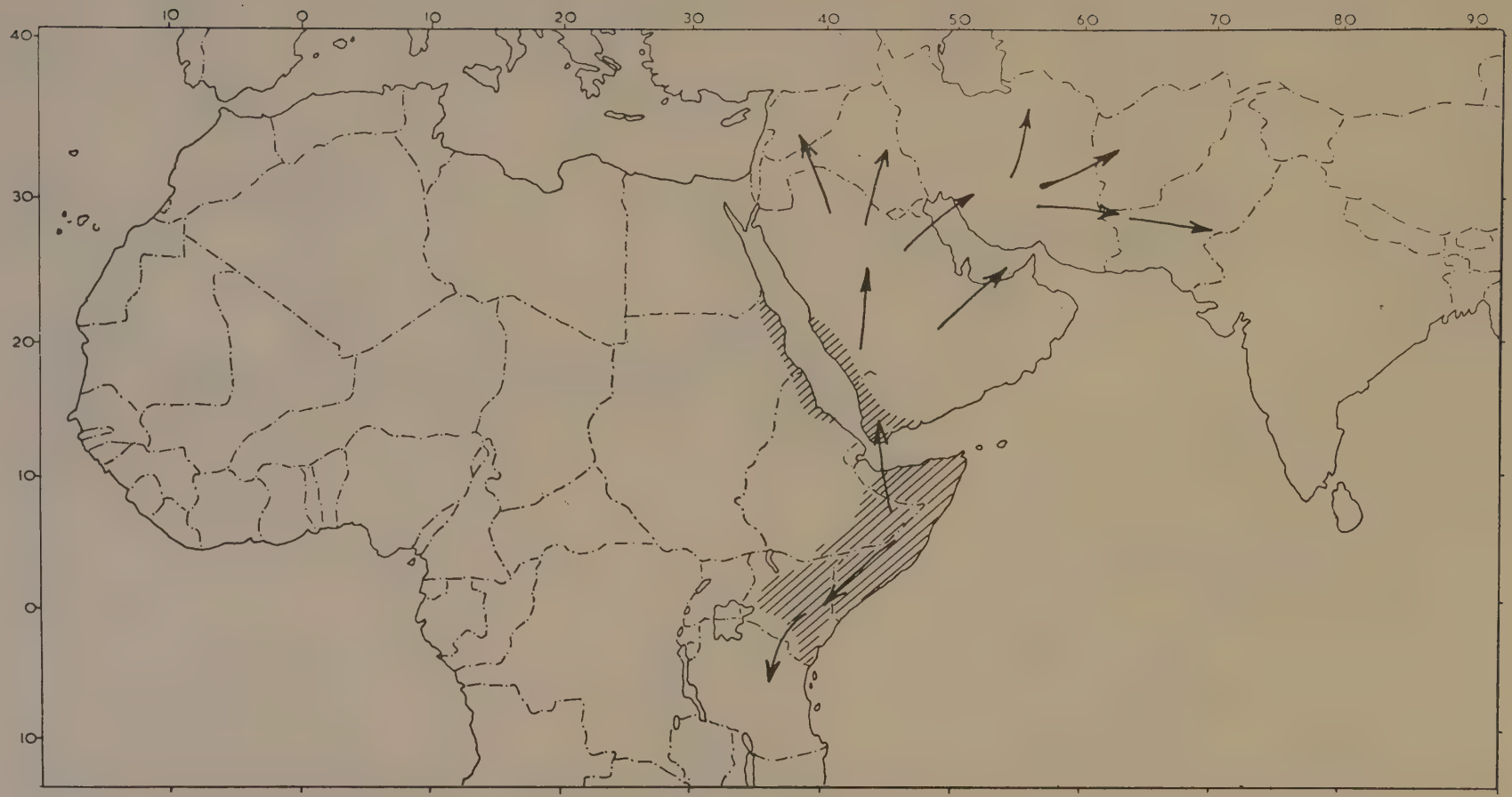


Fig. 4 - Aires de reproduction hivernale (octobre-janvier) et principaux mouvements des essaims.

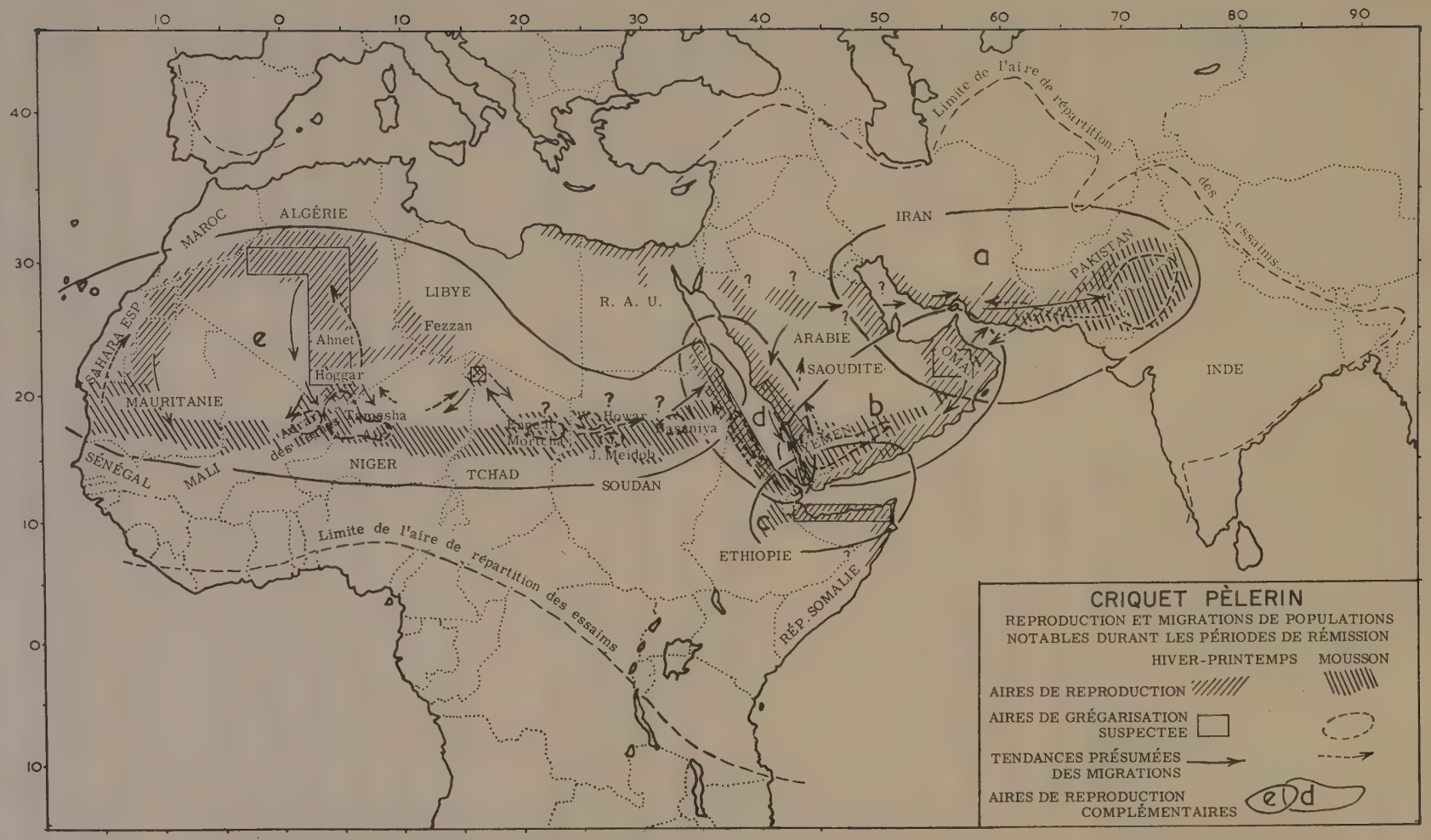


Fig. 5 - Reproduction et migrations de *Schistocerca gregaria* durant les périodes de rémission.

On conçoit donc qu'il puisse être difficile d'analyser finement l'activité individuelle des criquets d'un essaim d'autant plus que cet essaim peut renfermer des nombres d'insectes compris entre plusieurs millions et plusieurs milliards. Par ailleurs, les dimensions (quelques dizaines à quelques centaines de kilomètres carrés) ajoutent aux difficultés de la tâche. De plus les essaims homogènes sont très rares ; ils subissent de multiples brassages, les grands essaims capturant les petits et pouvant, à l'inverse, se subdiviser dans certains cas en vol et surtout au sol. Enfin, l'observation nocturne au radar a ses limites (FOWLER et LAGRONE, 1969) et l'emploi intensif des insecticides dans la protection des cultures modifie les programmes d'observation continue. Tout ceci explique la quasi impossibilité d'apprécier les capacités de vol propres à chaque individu dans les conditions naturelles.

2 - ETUDE AU LABORATOIRE.

a) MARCHE. NORRIS (1962a) étudie l'activité générale de *Schistocerca* mâles isolés ou groupés en cages. L'activité des mâles s'accroît avec la maturation sexuelle. La motricité des animaux groupés est d'abord supérieure à celle des animaux isolés mais quand les mâles sont mûrs, l'activité des individus isolés devient au moins aussi intense que celle des individus groupés.

Les insectes groupés dès la mue imaginale avec des mâles mûrs mûrissent plus vite et sont plus actifs. Au contraire, s'ils se trouvent avec de jeunes adultes renouvelés en permanence ou avec de vieux adultes, ils mûrissent plus tard et leur activité générale s'accroît plus lentement. Pour une même oothèque d'origine, les mâles qui sont les plus précocement actifs mûrissent plus vite. Il y aurait selon NORRIS une association entre l'activité et la maturation.

ODHIAMBO (1965, 1966a) montre en se servant d'actographe que les *Schistocerca* mâles allatectomisés n'ont qu'une faible activité locomotrice et qu'il suffit d'implanter des *corpora allata* surnuméraires pour que le niveau de cette activité redevienne normal. Au contraire, STRONG (1968a) utilisan le même type d'actographe remarque que les *Locusta* allatectomisés se comportent comme les animaux intacts et précise qu'ils présentent la même activité de quête sexuelle.

Bien entendu, les conditions de laboratoire dans lesquelles le vol et très souvent l'envol ne peuvent se manifester sont très particulières et ne permettent aucune comparaison avec ce qui se passe dans la nature à ce sujet. Rappelons que les cas de migration en marche sont exceptionnels (RUNGS, 1962) : les criquets ne migrent en marchant que pendant les tout premiers jours qui suivent la mue imaginale, période pendant laquelle les groupes en déplacement sont constitués à la fois de larves et de très jeunes adultes. Ultérieurement, les seuls déplacements des adultes au sol ne se font qu'aux moments de se percher, de s'alimenter, de se chauffer, de rechercher un partenaire ou un lieu de ponte.

b) VOL. C'est probablement KENNEDY (1948) qui le premier suspend des criquets à un manège permettant l'expression du vol. Mais ce manège est entraîné par un moteur, le but du dispositif étant d'analyser l'action d'insecticides sur des criquets en vol.

L'idée est reprise par KROGH et WEIS-FOGH (1951) qui inventent un système de compensation par jet d'air de l'inertie du manège ; de la sorte la vitesse des criquets dépend de leurs seuls battements d'ailes. Ce dispositif a permis d'obtenir une première évaluation de la durée de vol que les criquets sont susceptibles de manifester au laboratoire (5 heures environ). Un autre dispositif également conçu par KROGH et WEIS-FOGH se présente sous la forme d'une soufflerie face à laquelle on suspend un criquet ; ses soies céphaliques sont excitées ce qui entretient le vol.

Ces dispositifs ont été employés pour des études physiologiques : biochimie de l'utilisation des réserves, régulation de la température et de la ventilation du thorax, mécanisme nerveux de régulation du "moteur alaire" et de la position du corps pendant le vol. Les résultats fondamentaux en ce domaine sont exposés ci-dessous.

Locusta et *Schistocerca* ne possèdent pas "d'horloge interne" (EDNEY, 1937 ; ODHIAMBO, 1966 a).

a) Utilisation des réserves énergétiques.

Pendant le repos, la marche, le saut, les vols de faible durée et le début des vols longs, l'organisme consomme des glucides ; leur consommation décroît peu à peu au profit de celle des lipides dans l'hémolymphe (WEIS-FOGH, 195 ; BEENAKKERS, 1965 ; MAYER et CANDY, 1969 a) et pendant la plus grande partie des vols longs, le carburant des criquets est essentiellement constitué par des lipides (KROGH et WEIS-FOGH, 1951). L'utilisation des glucides au début des vols permet aux muscles alaires d'élever rapidement leur température ce qui favorise l'utilisation ultérieure des lipides (WEIS-FOGH, 1952, 1964 a). La substitution des lipides aux glucides représente pour l'organisme un certain avantage puisque pour une même quantité d'énergie disponible, les lipides tiennent deux fois moins de place que le glycogène (forme de stockage des glucides dans le corps gras) et que leur oxydation produit deux fois plus d'eau que celle de ce même glycogène. Ceci permet une compensation partielle des pertes d'eau en cours de vol (HUANG GUAN HEI et MA SCHIN CHUN, 1964 ; BEENAKKERS, 1969). Des calculs et des expériences montrent en outre qu'utilisées seules les réserves de glycogène disparaitraient en 1 à 2 heures au plus (WEIS-FOGH, 1952 ; CANDY, 1970).

La plupart des acides gras sont stockés dans le corps adipeux sous forme de triglycérides et de phospholipides (TIETZ, 1961 ; CANDY et KILBY, 1961 ; WALKER et BAILEY, 1970 a). Cet organe stocke aussi une petite quantité de glycogène.

Lors d'un vol, les réserves du corps gras sont utilisées (WEIS-FOGH, 1952 ; GEORGE et EAPEN, 1959 ; TIETZ, 1962). Les sucres sont transportés dans l'hémolymphe sous forme de tréhalose et de glucose, les acides gras le sont essentiellement sous forme de diglycérides. Les réserves sont pompées à partir de l'hémolymphe par les contractions musculaires elles-mêmes et oxydées directement ou par l'intermédiaire d'enzymes (BEENAKKERS, 1963, 1967 ; WEIS-FOGH, 1964 a). Les muscles peuvent oxyder directement les glucides (WALKER et BAILEY, 1970 ; CANDY, 1970) et certains acides gras (MEYER et al. 1960 ; DONNELLAN et BEECHEY, 1969). Tout ceci est rendu possible par l'oxygénation intense des muscles alaires (WEIS-FOGH, 1964 b, 1967) grâce à l'ac-

colement étroit des trachéoles et des mitochondries (EDWARD et RUSKA, 1955). Ces dernières ont été étudiées, entre autre, dans le cas des muscles alaires par WATANABE et WILLIAMS (1951) et par SACKTOR (1961, 1965)

β) Régulation nerveuse.

La perte du contact tarsien stimule l'envol, mais n'est pas suffisante pour maintenir le vol. Par contre la reprise d'un contact tarsien inhibe l'expression du vol, ce qui conduisait WEIS-FOGH par exemple, dans ses expériences sur le métabolisme à sectionner les tarses des insectes afin d'empêcher qu'ils ne suspendent leur vol après contact des tarses postérieurs sur le manège.

Un courant d'air arrivant sur les sensilles frontaux (WEIS-FOGH, 1949 ; GUTHRIE, 1966 ; SVIDERSKY, 1967) aide à l'entretien du vol mais n'est pas indispensable. WEIS-FOGH (1956 a) et WILSON (1961) ont montré qu'un criquet, dont les soies céphaliques sont détruites, peut voler face à une soufflerie si les battements d'ailes sont induits au départ par une perte de contact tarsien. Un criquet décérébré peut dans les mêmes conditions voler pendant 1 à 3 heures. Les mêmes résultats peuvent être obtenus avec des individus décapités ou dont la chaîne nerveuse a été sectionnée en avant du premier ganglion thoracique abdominal. Le vol est possible sans cerveau et sans chaîne abdominale. Mais dans tous ces cas, il ne peut pas être engendré par le seul effet d'un souffle d'air même si les ailes restent déployées.

Un certain nombre d'auteurs, en particulier WEIS-FOGH (1956 a, b, c), WILSON (1961, 1963, 1965), WILSON et WEIS-FOGH (1962), GETTRUP (1963), GETTRUP et WILSON (1964), WILSON et WYMAN (1965), CAMHI (1970) et KUTSCH et USHERWOOD (1970) ont analysé le système dénommé par WILSON "moteur alaire central", responsable des mouvements coordonnés permettant le vol.*

* Précisons que si chaque paire de pattes est innervée par le ganglion thoracique de son segment, les muscles alaires de la première paire d'ailes reçoivent l'innervation des 1er et 2ème ganglion et ceux de la deuxième paire, l'innervation des 2ème et 3ème ganglions thoraciques. Une partie des muscles thoraciques dorsoventraux possède une fonction mixte : ils commandent, en effet à la fois mais non simultanément, les mouvements des ailes et des pattes (WILSON, 1962).

D'après l'interprétation de WILSON, la commande nécessaire à l'expression du schéma de base des battements d'ailes est essentiellement dépendante des structures des ganglions thoraciques et de leurs liaisons avec les autres étages du système nerveux central. Les ailes, les muscles et le squelette du système alaire constituent un ensemble mécanique de résonnance dont la fréquence est telle que la conversion du travail musculaire en puissance aérodynamique est la plus efficace. Ce système est mis en fonction par des stimulations venant de l'envol ; perte de "contact tarsien", stimuli optomoteurs, vibrations, excitations des soies céphaliques, etc... Les stimuli émanant en cours de vol des récepteurs de tension situés à la base des ailes établissent un contrôle global sur la fréquence des battements. D'autres stimuli captés au cours de la phase d'abaissement des ailes par les sensilles campaniformes de la nervure radiale des ailes antérieures règlent les variations de l'angle d'incidence de ces ailes.

L'orientation des criquets pendant le vol dépend à la fois de l'intégrité des centres et de voies nerveuses cérébroïdes (WEIS-FOGH, 1956 a) ; mais l'ablation complète d'une aile ne modifie pas fondamentalement le vol des insectes qui règlent alors leurs battements grâce à des "boucles" longues de rétroaction passant par le système visuel ou les zones aérosensibles céphaliques (WILSON, 1965).

Signalons enfin que l'orientation réflexe du criquet vis à vis des mouvements de l'air est due aux mouvements des ailes, à ceux de l'abdomen, à ceux des pattes appréciés par divers organes sensoriels (CAMHI , 1970). Des boucles complexes discutées plus loin dans notre travail modulent le fonctionnement du moteur alaire central par implication des sensilles d'alignement des divers segments du corps et de celles qui apprécient les vibrations verticales de l'abdomen (GOODMAN, 1959 ; HASKELL, 1959, CAMHI , 1970).

c) AUTRES RESULTATS.

RICHARD (1958) utilisant un manège dérivé de celui de KROGH et WEIS-FOGH (1951) mais très amélioré (comme aussi le système d'enregistrement) note le caractère inhibiteur de divers types de lumière artificielle sur le vol de criquets élevés en groupes denses.

WAJC et PENER (1971) montrent que des *Locusta* mâles accrochés à des manèges individuels soumis à un souffle d'air permanent ont une activité de vol diminuée de moitié environ s'ils sont allatectomisés.

III - BILAN.

Cette énumération des recherches effectuées montre que beaucoup des aspects fondamentaux de l'activité individuelle de vol sont à découvrir tout spécialement : les variations du vol en fonction de la densité, du vieillissement, du sexe et des interactions possibles avec le comportement reproducteur. La régulation de la cohésion des essaims au niveau des individus est bien peu connue. De même, nous ignorons les causes de la répartition diurne et nocturne des vols de solitaires ou de grégaires. Si enfin, divers auteurs (JOLY, 1949 ; KENNEDY, 1951 ; HASKELL, 1962 et UVAROV, 1962) postulent que l'activité des animaux dépend au moins essentiellement du système neuroendocrinien, peu d'expériences précises en apportent la démonstration.

Cette pauvreté relative de la littérature tient sans doute au fait exprimé par HASKELL (1962) : "Les problèmes que pose le vol au laboratoire sont presque impossibles à surmonter". Cependant, nulle autre activité motrice n'est plus typique de l'adulte que le vol (UVAROV, 1966). Il nous a donc semblé indispensable, bien que téméraire, d'aborder avec une méthodologie nouvelle l'étude de certains aspects de la régulation du vol chez le criquet Pelerin *Schistocerca gregaria*.

MATERIEL ET TECHNIQUE

I - ELEVAGE.

La souche des criquets utilisés au cours de ce travail nous est parvenue en 1957 du Centre de recherche anti-acridienne de Londres. L'air de la salle d'élevage est renouvelé en p rmanence afin d'éviter les effets "solitarisant" du gaz carbonique (NICOLAS et FUZEAU-BRAESCH, 1968 ; NICOLAS et al., 1969, 1970 ; FUZEAU-BRAESCH et NICOLAS, 1970 ; NICOLAS, 1970 ; GILLETT et al., 1972) et celui d'une phéromone de grégarisation (NOLTE, 1964 ; NOLTE et al., 1970 ; GILLETT, 1968).

Les criquets sont élevés en groupes denses (300 à 500 adultes) dans des cages d'un volume de 220 ou 420 litres. Le plafond entièrement grillagé de ces cages permet à l'air d'y circuler aisément. Elles sont éclairées avec des lampes au tungstène, ce qui permet de contrôler les facteurs lumineux, thermiques et hygrométriques. Nous sommes ainsi continuellement à l'abri de toute variation saisonnière du nycthémère, dont les incidences ont été signalées dès 1957 par NORRIS et étudiées avec précision ensuite par ce même auteur et différents chercheurs : ALBRECHT (1965 a), ALBRECHT et CASSIER (1965), CASSIER (1965 a, 1965 b, 1966, 1968), PAPILLON (1960, 1965, 1967).

Le nycthémère est le suivant : 10 heures d'éclairement à 35°, 14 heures d'obscurité à 25°.

Un mélange de blé et de son, de l'ouate humide sont en permanence à disposition. La nourriture fraîche est constituée par une graminée

Glyceria fluitans pendant la plus grande partie de l'année ; pendant l'hiver, nous remplaçons *Glyceria* par *Scirpus palustris* et du chou. Les pondoirs sont placés dans une étude à 30° et à 100° R.H.

Les animaux isolés sont issus de notre élevage d'animaux groupés ou des élevages de F.O. ALBRECHT ou de M. PAPILLON. Ils sont élevés dans des cagettes de 1 litre environ. La photothermopériode et la nourriture sont identiques à celles des individus groupés, mais la température diurne" n'excède pas 32-33°.

II - TECHNIQUES DE RECHERCHE.

MANEGES

Pour nos expériences, il nous fallait disposer d'un système permettant de connaître quantitativement et qualitativement l'activité de vol des criquets tout au long des tests sans qu'il nuise d'aucune manière aux criquets.

Nous avons dans un premier temps utilisé un manège dérivé de celui de KROGH et WEIS-FOGH (1951) mais perfectionné par RICHARD (1958) à la fois par une réduction de son inertie et par une automaticité de l'enregistrement prolongé. Ce manège est monté sur un roulement à billes et 36 criquets peuvent y être suspendus à des étriers en fil de cuivre grâce à des agrafes métalliques pinçant leur pronotum à l'avant et à l'arrière. Les animaux ne sont plus mutilés ; le système d'attache considérablement simplifié exclut l'inhibition par contact (YUDINA et al., 1969) et empêche les insectes de se décrocher.

L'activité de vol est connue par le nombre de tours de manèges inscrits sur un polygraphe enregistreur par l'intermédiaire d'un circuit comprenant une source lumineuse , une cellule photoïonique, un relais et une source de courant continu. Deux écrans tournent avec le manège, entre la source lumineuse et la cellule. La plume du polygraphe effectue un aller et retour par tour de manège. On compte le nombre de déviations du tracé par unité de temps et on le reporte sur un papier millimétré. La li-

gne obtenue en joignant les points portés sur le papier constitue la courbe de l'activité de vol des criquets testés. Ce dispositif nous a permis d'obtenir nos premiers résultats sur l'évolution de la tendance au vol au cours du vieillissement (MICHEL, 1962).

Un tel manège ne permettant pas de connaître l'activité de vol individuelle des criquets (des interactions entre ceux-ci peuvent fausser les résultats) nous avons utilisé ensuite un manège tout différent (fig. 6). Le système de comptage manuel et de report sur papier millimétré ne constituant pas une méthode rationnelle, nous avons aussi modifié le principe d'enregistrement. Nous avons également perfectionné les agrafes et conçu des étriers rigides ne requérant pas un remplacement toutes les 3 ou 4 suspensions (fig. 6)

La forme de l'agrafe et de l'étrier sont telles que les criquets ne peuvent y prendre appui avec leur pattes métathoraciques et déchirer leur pronotum. La double gorge de l'étrier matient l'agrafe et donc l'assiette du criquet dans la position déterminée à la suspension.*

L'étrier est fixé à l'extrémité d'une potence portée par une tige de balsa. Cette tige coulisse à volonté sur un plateau mobile monté sur un roulement de précision. Elle est munie d'un contrepoids réglable, un rayon de 65 cm a été adopté.

La vitesse de locomotion du criquet en vol est mesurée directement en utilisant un anémomètre thermique. Normalement un anémomètre mesure la vitesse d'un courant gazeux par rapport à un point fixe. Ce détecteur est constitué par une thermistance, résistance électrique à grand coefficient de température (c'est-à-dire dont la valeur ohmique varie très rapidement en fonction de la température). Si un tel composant est alimenté a ec une intensité constante, il apparaît à ses bornes une tension fonction de ce courant et de la température atteinte par effet "Joule". Les variations de température dues à une dissipation thermique créée par le déplacement du courant gazeux sont liées aux variations de la vitesse de ce dernier. Si la dis-

* Les criquets sont inclinés en avant de -5° environ par rapport à l'horizontale ce qui leur assure une meilleure vitesse.

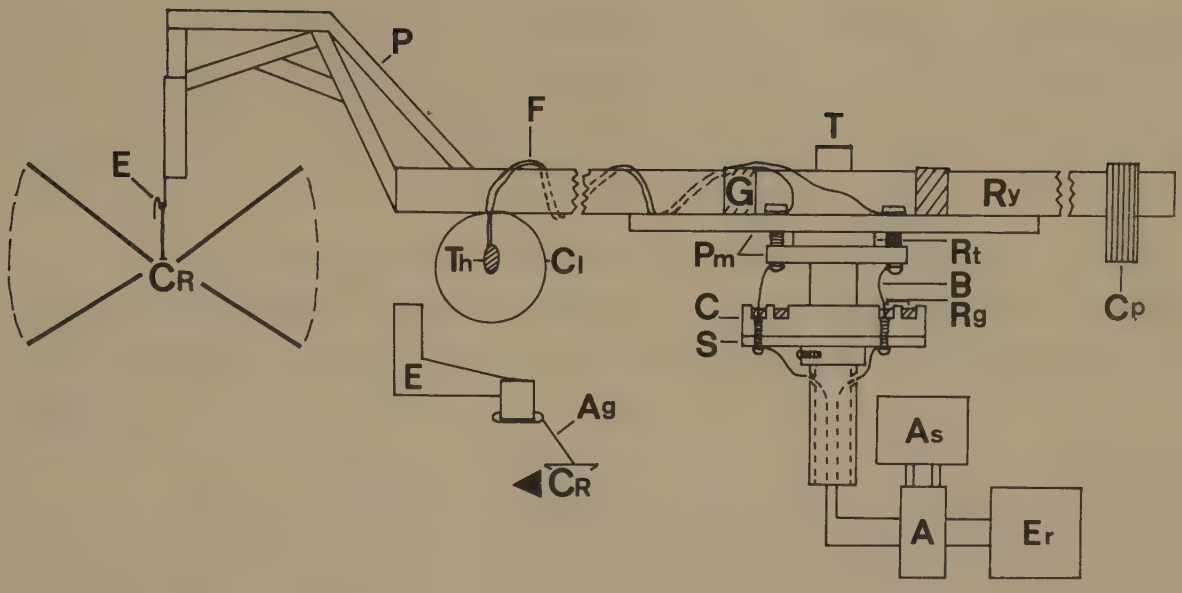


Fig. 6 - Manège individuel

A - amplificateur
Ag - Agrafe de suspension
As - Alimentations stabilisées
B - Balai (contact mobile)
C - Coupelle à deux rigoles
Cl - cylindre de papier
Cp - contrepoids
Cr - criquet
E - étrier
Er - enregistreur
F - Fils de bobinage
G - guide de coulissement du rayon
P - potence
Pm - plateau mobile
Rg - Rigole à mercure
Rt - Roulement à billes
Ry - Rayon
S - Support de coupelle
T - tube axial
Th - Thermistance

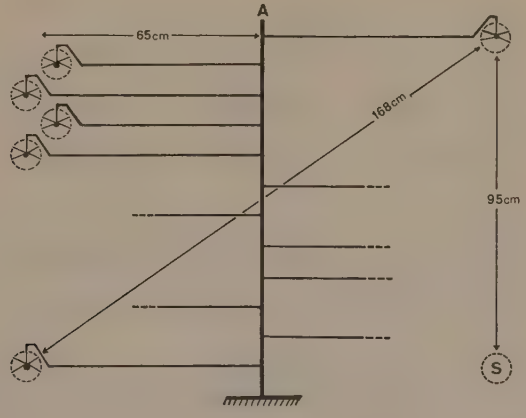


Fig.7 - Disposition des manèges pour un essaim artificiel.

A - Axe des tubes emboités des manèges individuels pouvant se déplacer indépendamment les uns des autres.

S - Section d'un anneau de vol.

sipation thermique augmente, le détecteur se refroidit et la tension à ses bornes s'accroit (si le coefficient de température de ce détecteur est négatif). Nous employons ici une thermistance à coefficient de température négatif. La tension est mesurée par un millivoltmètre enregistreur.

Dans notre enceinte à température constante et dont l'air est relativement immobile, c'est le détecteur de l'anémomètre "lié" au criquet (fig. 6) qui se déplace quand celui-ci vole mais l'effet produit est le même.

Les déviations de l'organe indicateur sont linéaires dans les conditions d'utilisation. Nous obtenons ainsi des courbes ayant en abscisse le temps et en ordonnée un déplacement de l'organe indicateur fonction de la vitesse instantanée du criquet. La surface obtenue correspond à une "distance parcourue" car elle représente l'intégrale de la vitesse par rapport au temps.

$$S = \int_{t_o}^{t_1} \frac{ds}{dt}\, dt \quad .$$

Cette surface peut être connue par l'emploi d'un planimètre polaire.

La thermistance est placée près de l'animal et à l'intérieur d'un cylindre de papier dont l'axe est parallèle au criquet. Ce cylindre élimine l'effet des remous d'air dus aux battements d'ailes et des légers courants de convection des enceintes de vol. De fins fils de bobinage relient la thermistance à des "balais" de platine solidaires du plateau mobile et se déplaçant dans le mercure contenu dans deux rigoles circulaires fixes.

Deux contacts placés au fond des rigoles sont reliés aux bornes d'un millivoltmètre enregistreur par l'intermédiaire d'un amplificateur.

Sont employés les éléments suivants :
Résistance C T N -B 8 320 07 P/4K7. Voltmètres enregistreurs: Script CM CHAUVIN ARNOUX et RMC 3 tous deux ayant une résistance interne de 8 000 Ω et un calibre de 1 mA. La thermistance et l'amplificateur sont alimentés respectivement par les alimentations stabilisées suivantes :

Electronic measurements regatran TR 036 - 0,5 MT et Ribet-Desjardin 114A.

Dans la majorité des expériences, chaque criquet est testé isolément dans une enceinte circulaire de 1,70 de diamètre et de 40 cm de hauteur. Toutes les parois sont blanches et ont un coefficient de luminance β égal à 1 entre 4 000 et 7 000 Å.

Chaque enceinte est éclairable par une lampe centrale. La chaleur engendrée se dissipe par l'ouverture (d = 20 cm) percée au centre du plafond. La lumière peut être fournie pendant une durée et selon une progression, et un programme déterminés grâce à un programmateur.

Chaque manège est monté sur un tube d'acier tel qu'un empilement vertical de ces tubes permette de constituer pour certaines expériences un "essaim" artificiel (fig. 7). On raccourcit un rayon et on allonge l'autre, ceci alternativement pour permettre le passage des criquets les uns près des autres. Dans ces conditions, les distances entre les criquets sont variables suivant les positions relatives des rayons au cours du vol, mais elles sont comprises entre 130 et quelques centimètres pour deux criquets à manèges contigus ; elles sont comprises entre 168 et 95 cm pour les criquets les plus éloignés dans l'"essaim". Chacun des manèges est animé uniquement par le criquet qu'il porte et les déplacements sont indépendants les uns des autres.

III - TECHNIQUES OPERATOIRES ET HISTOLOGIQUES.

Elles sont précisées dans les chapitres qui se rapportent aux expériences effectuées.

IV - REMARQUES SUR LA METHODE UTILISEE.

a) Cherchant à apprécier la "tendance au vol" propre à chaque individu nous n'ajoutons aucun stimulus (souffle d'air, vibrations, radiations lumineuses) qui ne soit lié au mouvement de manège sous la seule impulsion motrice de l'insecte (la perte du contact tarsien stimule l'envol mais n'entraîne

pas son maintien). Ceci distingue fondamentalement notre méthodologie de celle utilisée par la plupart de nos prédécesseurs mais l'éloigne moins des conditions naturelles.

b) Cherchant ultérieurement à comparer les criquets élevés isolément ou en groupe, nous avons choisi dans cette première approche de les tester dans une enceinte obscure puisque dans la nature, c'est seulement la nuit qu'ont été observés aussi bien les vols de criquets de populations dispersées que les vols de criquets grégaires. Cette disposition nous a conduit à maintenir nos insectes pendant 2 heures à l'obscurité dans les cages avant les tests. La température des cages est de 35°, température du local des tests de vol. Ceci permet de supprimer tout effet éventuel d'une adaptation liée à des changements.

c) De la même manière, le souci de caractérisation des individus en dehors d'une action variable des stimuli externes nous a conduit pour une partie de l'expérimentation à isoler chacun des criquets pendant son vol. Ici, bien entendu, nous nous éloignons des conditions naturelles mais une autre partie de l'expérimentation concerne les individus groupés en "essaim" sur les manèges.

d) Un des points importants de notre analyse réside dans la méthode de quantification du vol. Sans doute, et en fonction du type d'enregistrement choisi pour nos manèges [1] ne pouvait-on se référer à d'autres critères qu'une vitesse instantanée et une durée du vol (critères à partir desquels on peut calculer une "distance parcourue"). Notre méthode permet cependant en plus, de connaître la répartition temporelle de l'activité de vol au cours d'un test ou au cours de la vie de l'individu. La durée et la répartition temporelle de l'activité de vol au cours des tests caractérisent suffisamment celle ci pour qu'on puisse les choisir comme critères de la tendance à voler dans nos expériences (MICHEL, 1969). Nous distinguons le vol "intermittent" et le vol "soutenu". Le vol est dit *"intermittent"* quand il est entrecoupé toutes les 1 à 10 minutes environ par des arrêts de vol de 1 à 5 minutes chacun. Le vol est dit *"soutenu"* quand la tendance à voler est devenue importante au point que le criquet vole sans arrêt ou avec des interruptions rares et très courtes.

[1] L'appréciation des efforts musculaires fournis par l'insecte serait une bien meilleur critère mais l'appareillage nécessaire s'est révélé très complexe à mettre au point.

RESULTATS

Dans ce chapitre nous ne reprendrons pas tous les résultats exposés dans des notes déjà publiées ou en cours de publication (voir notes annexes n° 1 à 14). Nous nous bornerons à en faire une synthèse et à préparer la discussion générale en apportant quelques compléments. Tout ceci doit permettre de connaître ou de préciser l'influence de divers facteurs abiotiques ou biotiques sur la tendance à voler de *Schistocerca gregaria*.

I - INFLUENCE SUR LE VOL DE LA DENSITE DES CRIQUETS DANS L ELEVAGE.

Nous étudions ici l'activité maximum de vol que peuvent présenter des criquets en une seule fois selon leur condition densitaire d'élevage (note n° 1).

A - ELEVAGE EN GROUPE DEPUIS DE NOMBREUSES GENERATIONS.

Des criquets élevés en groupes depuis de nombreuses générations peuvent voler au cours d'un seul test pendant environ 6 heures (tableau 1). Une bonne partie d'entre eux (60 %) est capable de voler sans arrêt pendant 10 à 11 heures (tableau 2). Certains volent pendant plus de 20 heures, ce qui, même dans la nature, est considéré comme devant être exceptionnel (WALOFF, 1946).

Tableau 1

Durée de vol maximum au cours de tests aux manèges de criquets élevés en différentes conditions densitaires (Valeurs exprimées en minutes)

Couleur larvaire	Génération d'isolement	Isolement constant ♂	Isolement constant ♀	Groupement à la mue imaginale ♂	Groupement à la mue imaginale ♀	Groupement à l'éclosion ♂	Groupement à l'éclosion ♀	Deuxième génération de groupement à l'éclosion ♂	Deuxième génération de groupement à l'éclosion ♀	Groupement à l'éclosion depuis de nombreuses générations ♂	Groupement à l'éclosion depuis de nombreuses générations ♀
Noir	1	42	57	76	96	137	159				
	2	36	52					410	456		
	3	29	39	49	61	88	103				
	5	25	36	41	59	74	92				
Intermédiaire	7	23	27								
	8			35	36	67	76				
Vert	2	24	40					357	413		
	3	17	27	28	38	68	91				
	5	19	24	30	35	63	73				
	7	17	25								
	8			25	31	72	86				
Haute densité continue										375	404

Tableau 2

Possibilités de vol continu chez les criquets pélerins élevés en différentes conditions densitaires

	Génération d'isolement	Groupement à la mue imaginale				Groupement à l'éclosion				Deuxième génération de groupement à l'éclosion				Elevage à haute densité depuis de nombreuses générations			
		Durée de vol		% Criquets		Durée de vol		% Criquets		Durée de vol		% Criquets		Durée de vol		% Criquets	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	1	155	193	26	33	281	307	37	40								
Larves noires	2									625	640	58	68				
	3	135	155	19	23	220	258	30	30								
Larves intermédiaires	5	133	157	15	21	204	215	25	32								
	8	98	103	13	15	196	208	22	26								
Larves vertes	2									540	557	61	70				
	3	82	115	16	17	192	222	26	31								
	5	73	112	15	15	165	200	24	24								
	8	71	104	16	11	188	216	27	29								
Haute densité continue														588	659	60	57

Les durées de vol sont exprimées en minutes.

B - ELEVAGE EN ISOLEMENT "DEGREGARISATION".

Plusieurs générations de criquets sont élevées en isolement. Lorsque celui-ci est réalisé dès l'éclosion, une seule génération suffit à faire disparaître pratiquement tout vol soutenu et à diminuer énormément l'activité globale de vol (fig. 8). Les meilleurs voiliers ne volent pas plus de 30 minutes sans s'arrêter, et la tendance au vol diminue encore au cours des 2ème et 3ème générations, puis se stabilise. Il n'y a plus alors de vol de plus de 10 minutes sans arrêt. Quelques criquets appartenant à la première génération d'isolement (rarement ceux d'une seconde), soumis à des tests très espacés (tous les 10 jours environ), sont capables de vol soutenu tardif (après le 40ème jour) ; la durée est très limitée (1 à 2 h).

Lors de générations successives d'isolement, les adultes, issus de larves noires, volent davantage et sont plus nombreux à le faire que leurs homologues issus de larves vertes (fig. 8).

Nos résultats expérimentaux suggèrent que la tendance à voler de la plupart des animaux isolés depuis l'éclosion n'est plus suffisante pour leur permettre de migrer. Cependant, certains d'entre eux (10 %) pourraient effectuer d'eux-mêmes de petites migrations surtout s'ils sont âgés (cf. plus haut) mais l'action du vent doit alors devenir déterminante pour des déplacements importants. Ces faibles possibilités disparaissent probablement à la génération suivante. Les observations de terrain ne nous contredisent pas (WALOFF, 1963).

C - ELEVAGE EN GROUPE DE CRIQUETS PREALABLEMENT ELEVES EN ISOLEMENT OU DESCENDANT DE PARENTS OU DE GRANDS PARENTS ISOLES, DEPUIS UN NOMBRE VARIABLE DE GENERATIONS: "GREGARISATION".

1) GROUPEMENT A LA MUE IMAGINALE.

Un tel groupement augmente la durée de vol (tableaux, 1, 2, 3). Certains peuvent même présenter une activité de vol soutenu bien que de façon limitée. Ce sont les criquets issus de larves noires qui ont la meilleure activité de vol (tableaux 2 et 3) : 10 à 30 % des individus selon la génération d'isolement et l'état larvaire peuvent voler pendant 1 à 3 heures au cours d'un test. Ceci permet d'expliquer que des animaux appartenant à des populations

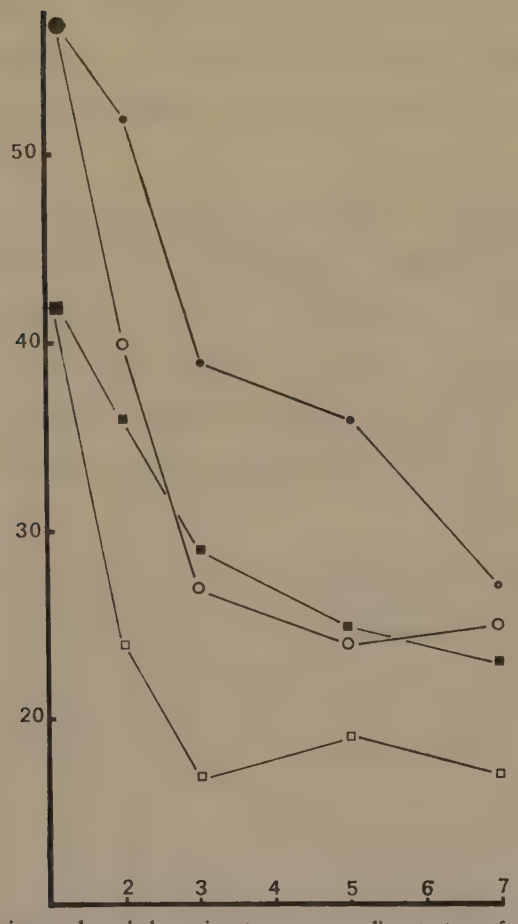


Fig 8 Durée maximum de vol des criquets au cours d'un test en fonction du sexe, de la couleur larvaire et de la génération d'isolement.
En abscisse: générations d'isolement; en ordonnée: durées de vol en minutes.

■● mâles et femelles provenant de larves noires

□○ mâles et femelles provenant de larves vertes

■● criquets provenant de larves "intermédiaires"

naturelles dispersées acquièrent plus ou moins rapidement des possibilités de déplacement si elles sont mêlées à des bandes larvaires ou à des essaims (KENNEDY, 1939 ; ELLIS, 1959 in ROFFEY, 1963 ; ROFFEY, 1963).

2) GROUPEMENT A L'ECLOSION.

Celui-ci accroît davantage l'activité de vol et la proportion de criquets aptes au vol soutenu (tableaux 1, 2, 3). 30 à 40 % d'entre eux peuvent voler sans arrêt pendant 3 à 5 heures. Ces animaux seraient sans nul doute capables d'effectuer d'eux-mêmes des déplacements conséquents, a fortiori, avec l'aide du vent.

Deux générations de groupement font que la majorité des animaux (60 à 70 % selon leur passé) peuvent voler sans s'arrêter pendant une dizaine d'heures en moyenne (tableau 3). Certains d'entre eux volent deux fois plus longtemps. Ces animaux peuvent donc voler au cours d'un seul test aussi longtemps que ceux qui sont élevés en groupe depuis des générations. Parmi ces derniers, 40 à 60 % volent en moyenne au cours d'un seul test pendant 10 à 15 heures sans arrêt.

Couleur larvaire	Génération d'isolement	Groupement à la mue imaginale		Groupement à l'éclosion		Deuxième génération de regroupement à l'éclosion	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
Noir	1	1,80	1,7	3,26	2,76		
	2					11,38	8,76
	3	1,69	1,56	3,03	2,64		
	5	1,64	1,63	2,96	2,55		
Intermédiaire	8	1,52	1,33	2,91	2,81		
	2					14,87	10,25
Vert	3	1,64	1,40	4	3,37		
	5	1,57	1,45	3,31	3,04		
	8	1,47	1,24	4,23	3,44		

Tableau 3

Coefficients de croissance de l'activité de vol engendrée par différentes conditions densitaires d'élevage rapportées à celle des criquets constamment isolés.

3) COMPARAISON DES TYPES DE GROUPEMENT.

L'effet du groupement à la mue imaginale ou à l'éclosion est d'autant plus important que le nombre de générations d'élevage en isolement qui a précédé est moindre (tableaux 2, 3).

Un regroupement à la mue imaginale est moins efficace que s'il a lieu dès l'éclosion, ce qui est compréhensible puisque même les larves élevées en isolement pendant un certain temps se groupent moins facilement que si elles sont mises ensemble dès l'éclosion (ELLIS, 1953 b, 1956, 1959 b) : a fortiori donc des individus gardés en isolement jusqu'à la mue imaginale.

D'autre part, après un "regroupement" à la mue imaginale ou à l'éclosion, les adultes issus de larves noires sont plus nombreux à voler que ceux qui sont issus de larves vertes, et leurs performances sont meilleures (tableau 3). Les premiers sont plus aisément grégarisables (tableau 2) ou bien le groupement imaginal se fait sentir davantage chez les individus qui ont dès la mue imaginale un système neuroendocrinien plus apte à leur faire acquérir un potentiel de vol relativement élevé. Mais la différence est bien moins importante dans le deuxième cas ; cela peut être dû à ce que les larves nouveau-nées, élevées en groupe dense, se rassemblent avec la même intensité quelles que soient leur couleur et la condition densitaire des parents (ELLIS, 1963a,c).

Les larves vertes sont plus sensibles au groupement que les noires : le pourcentage d'animaux qui volent et leurs performances s'accroissent relativement davantage, (tableau 3). Ceci tend à égaliser certaines possibilités de l'ensemble des animaux car les larves issues d'une même oothèque peuvent chez *Schistocerca* et chez *Locustana* être de couleur, de taille et de poids différents (PAPILLON, 1967, 1971 ; VENTER et PODGIETER, 1967 ; ROFFEY et POPOV, 1968) et les oothèques d'un même lieu de ponte peuvent provenir de parents de phases différentes.

Les variations de densité concernant les deux sexes, il est indispensable de comparer leur activité de vol.

II - INFLUENCE DU SEXE ET DE L ACTIVITE SEXUELLE.

A - SEXE.

Les expériences que nous venons d'analyser nous ont aussi permis de mettre en évidence que les mâles ont une moindre tendance à voler que les femelles (notes n° 1, tableaux 1 et 2). Ils sont moins nombreux que celles-ci à exprimer des vols soutenus et leurs performances sont moins importantes. Les mâles sont également plus sensibles aux variations densitaires. Leurs performances diminuent davantage avec l'isolement que celles des femelles (fig. 8) et elles augmentent également davantage avec le regroupement (tableaux 3 et 4). Il en est de même de la proportion des mâles par rapport à celle des femelles, (tableaux 1 et 2).

Durée de vol	Isolement constant	Groupement à la mue imaginale	Groupement dès l'éclosion	Deuxième génération de groupement	Groupement à l'éclosion depuis de nombreuses générations
♂/♀	0,71	0,81	0,83	0,88	0,93

Tableau 4

Ces conclusions concordent avec les données fournies par d'autres séries expérimentales* avec des individus isolés (note n° 4) ou avec des individus groupés (notes n° 2 et 6).

* Une exception concerne les pourcentages d'animaux groupés depuis de nombreuses générations (note n° 1, tableau 1) où ils sont équivalents. Une exception existe aussi au sujet des expériences présentées dans la note (3), les femelles volent moins que les mâles, sans doute devons-nous invoquer ici la proximité des pontes malgré les précautions prises.

B - ACTIVITE SEXUELLE.

L'influence de l'activité sexuelle sur la mobilité des criquets dans la nature est très mal connue (JOHNSON, 1969). Les observateurs de terrain notent une réduction de la mobilité des essaims composés d'individus sexuellement mûrs et parfois qualifiés de "stationnaires". Les uns admettent que seuls les criquets immatures peuvent migrer, les femelles ne le pouvant guère (WEISFOCH, 1952). D'autres observent que si les essaims formés d'individus immatures sont les plus mobiles ceux qui ne le sont pas peuvent aussi se déplacer (RAINEY, 1963).

1) ACCOUPLEMENTS ET COPULATION.

Les mâles testés sur les manèges alors qu'en cage ils étaient accouplés ou en copulation ne volent jamais plus de 1 à 3 h de façon soutenue. Les mâles qui volent longtemps ne viennent jamais d'être accouplés ou de copuler.

Il en est de même chez les femelles mais de façon moins stricte et l'on remarque davantage d'exceptions.

Des mâles ayant une importante tendance à voler ne s'accouplent pas, en général, pendant un certain temps (un à plusieurs jours), avant l'expression du vol. Ils peuvent s'accoupler après le vol. Certains mâles qui ont des périodes de vol soutenu importantes ne s'accouplent qu'entre ces périodes (fig. 9). Ces criquets non suspendus aux manèges finissent par copuler.

Tout se passe donc comme si les alternances de périodes de vol et d'activité sexuelle étaient dépendantes d'un antagonisme entre ces comportements.

2) PONTES.

Des femelles sont testées sans limite de durée à l'obscurité, 17 jours environ après la mue imaginale. Celles qui volent de façon soutenue sont réparties en 4 lots de 25 individus. Les lots sont constitués en fonction des performances fournies. Les trois quarts de ces femelles sont testées à nouveau au cours du cycle d'ovogenèse qui suit la 3ème ponte. On enlève les mâles de la cage la veille du test.

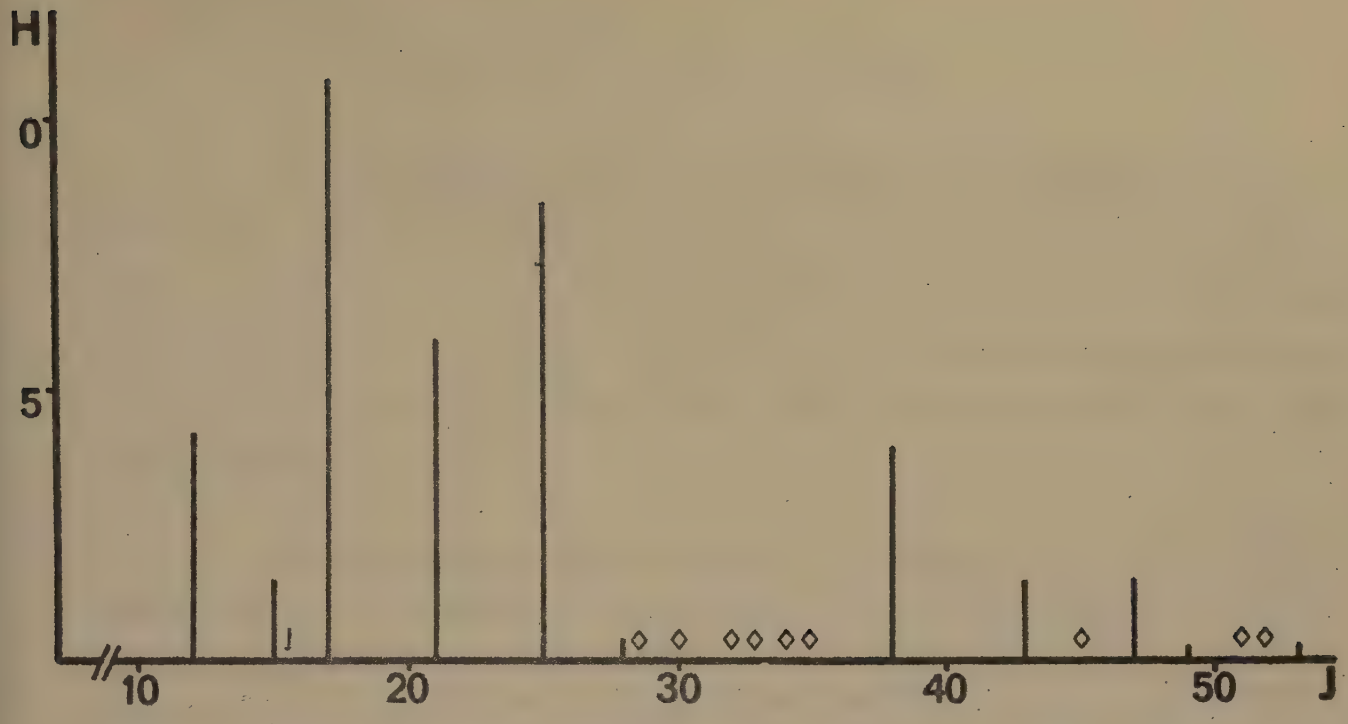


Fig.9 - Activité de vol et activité sexuelle d'un criquet mâle très bon voilier.

En ordonnée - durée des vols soutenus (en heures)

En abscisse - âge (en jours)

J le criquet est jaune vif à cet âge

◇ copulation

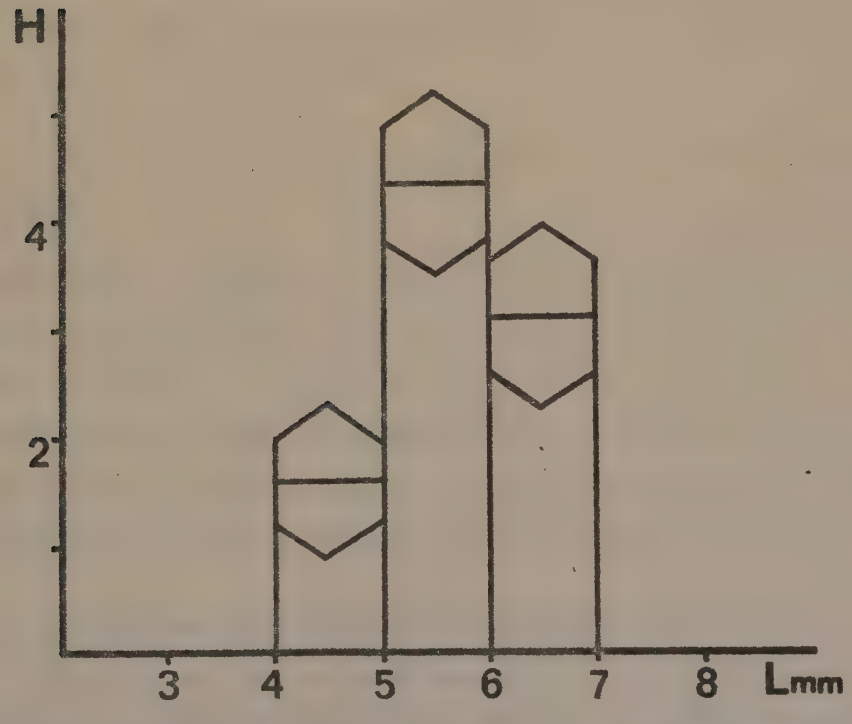
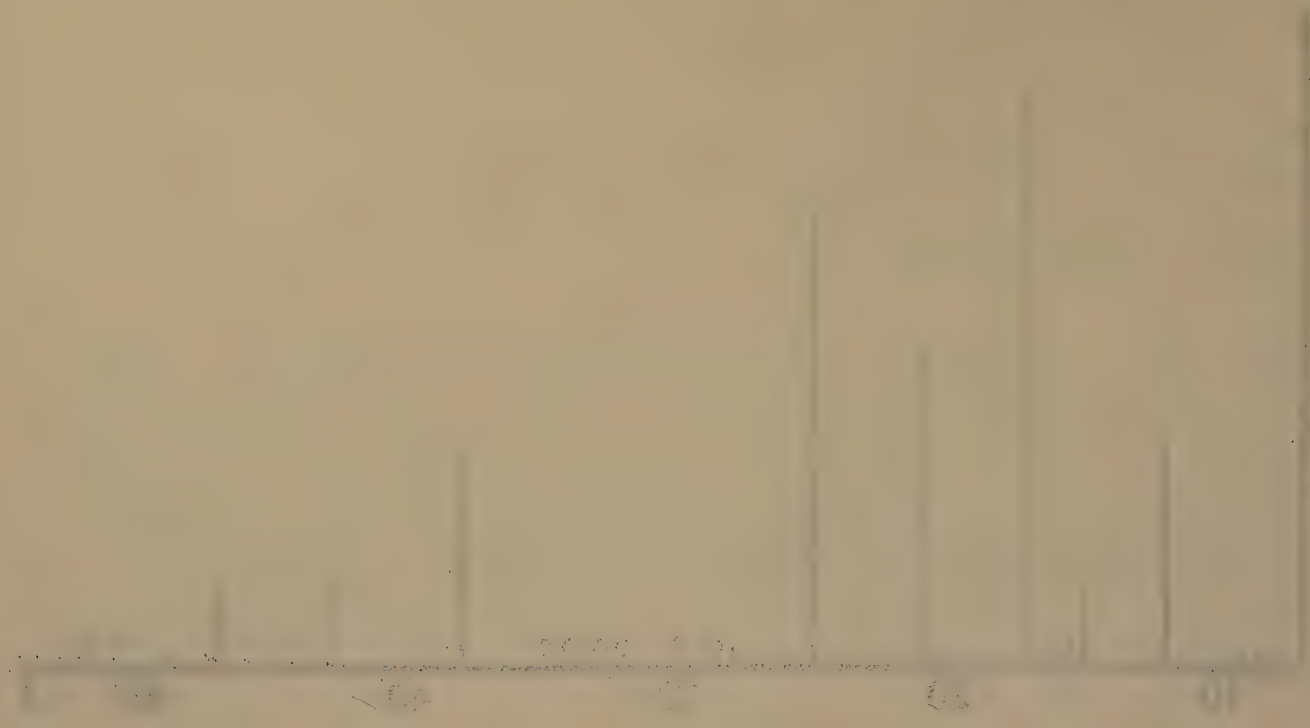


Fig.10 - Activité de vol soutenu fournie par des femelles bonnes voilières en fonction de la longueur des ovocytes (4è cycle d'ovogenèse).



Les femelles du premier lot sont testées sur les manèges 1 à 1,5 jour après cette ponte, celles du deuxième lot environ 2,5 jours après, celles du troisième lot 3,5 à 5 jours après. Celles du 4ème lot ne sont pas suspendues aux manèges. Le cycle d'ovogenèse de ces témoins dure environ 5,6 jours. La tendance au vol atteint son maximum (fig. 10) quand les ovocytes mesurent 5 à 6 mm ($P < 0,001$). La proximité d'une ponte la diminue, surtout celle d'une ponte récente.

Les résultats que nous présentons ici suggèrent donc que le comportement sexuel et les pontes peuvent diviser un essaim au moins s'il est hétérogène. Ils complètent certaines observations telles celles rapportées par KENNEDY (1951). Cet auteur observe en effet que "des individus sont accouplés, des femelles pondent, des mâles sont inactifs ; cependant un grand nombre de mâles quittent l'essaim pendant la nuit"...

III - INFLUENCE DU VIEILLISSEMENT.

Les expériences précédentes demandaient, au moins pour les cas extrêmes, à être complétées de façon à permettre une analyse détaillée de l'évolution du vol au cours de la vie.

Afin de mieux définir la tendance au vol, nous avons utilisé deux types de tests :

-suspensions limitées à 2 heures chacune mais renouvelées tous les 2 jours pour un même animal. Dans le cas de vol "soutenu" le test est interrompu au bout de 2 heures, en cours de vol. (note n° 2)

-suspensions maintenues tant que dure le vol du criquet et poursuivies une heure après l'arrêt de ce vol. Le test suivant est effectué 10 jours après (pour des raisons qui seront analysées plus loin) (note n° 3).

Le premier type de suspension permet de préciser les premières étapes de l'établissement du vol soutenu et son évolution au cours du vieillissement sans que l'on puisse mettre en cause une insuffisance de réserves énergétiques. Le deuxième type permet de mesurer la durée de vol que peut réaliser un criquet lorsque sa tendance à voler est grande. Elle ne met pas en cause les réserves énergétiques d'un test à l'autre.

A - CRIQUETS ELEVES EN GROUPE DEPUIS DE NOMBREUSES GENERATIONS.

Au cours d'un test, on peut distinguer (note n° 2) :

le vol d'entrée : typiquement, lorsqu'on suspend un criquet à un manège, il présente une première réaction que l'on peut rapporter en partie aux perturbations liées aux manipulations (la perte du contact tarsien joue un rôle important). Cette réaction s'exprime par un vol que nous nommons "vol d'entrée". Il peut être d'une seule venue ou bien s'exprimer par plusieurs bouffées d'envols. Sa durée est variable. Cette réaction peut avoir lieu pendant les 50 premières minutes du test. Elle est assimilable à une "réaction de fuite".

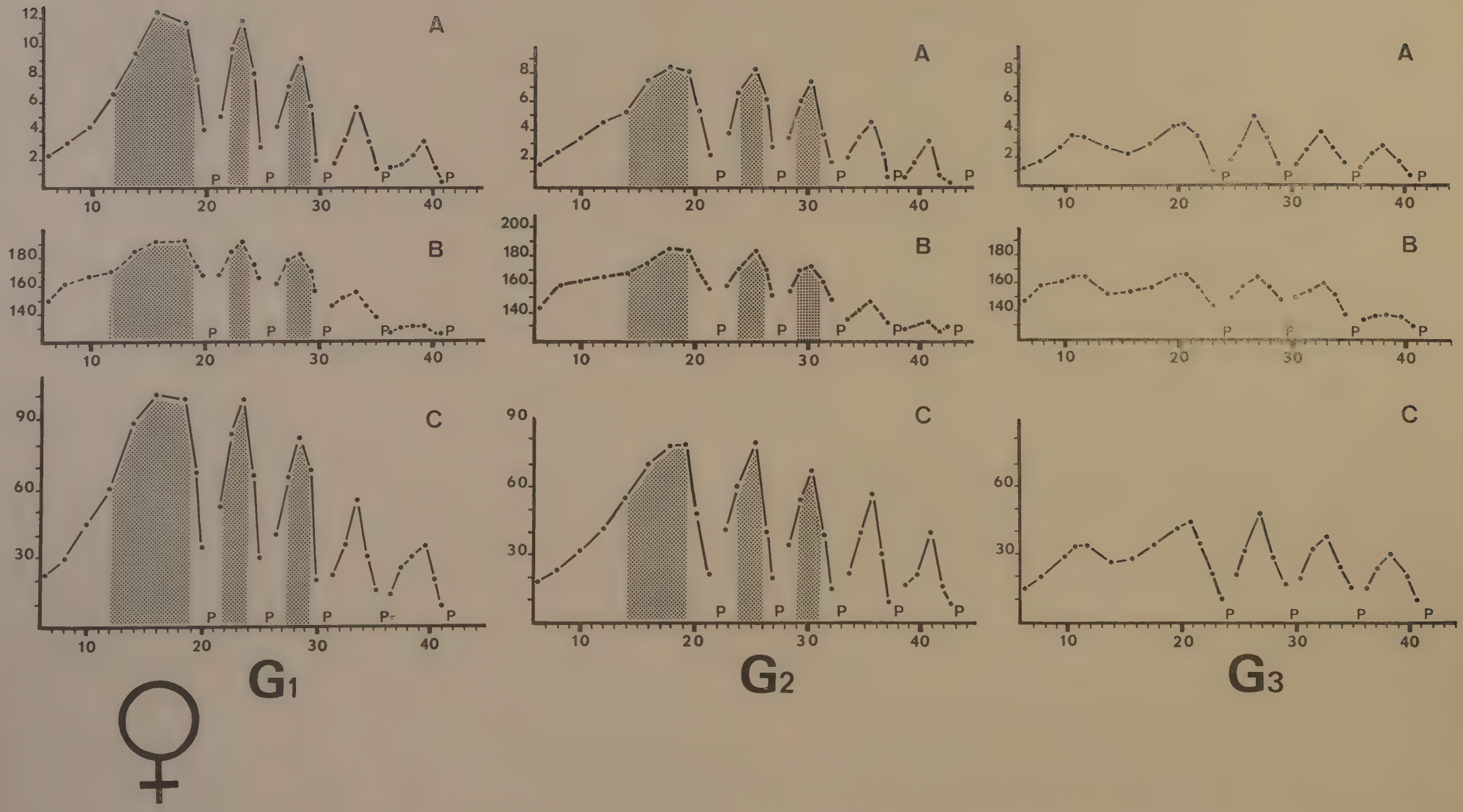
le vol principal : le vol d'entrée est suivi en général, plus ou moins rapidement (5 à 15 minutes), par le "vol principal", consistant soit en des séries de vols d'une durée variable, soit en un vol d'une seule venue. Dans certains cas, les deux vols se confondent.

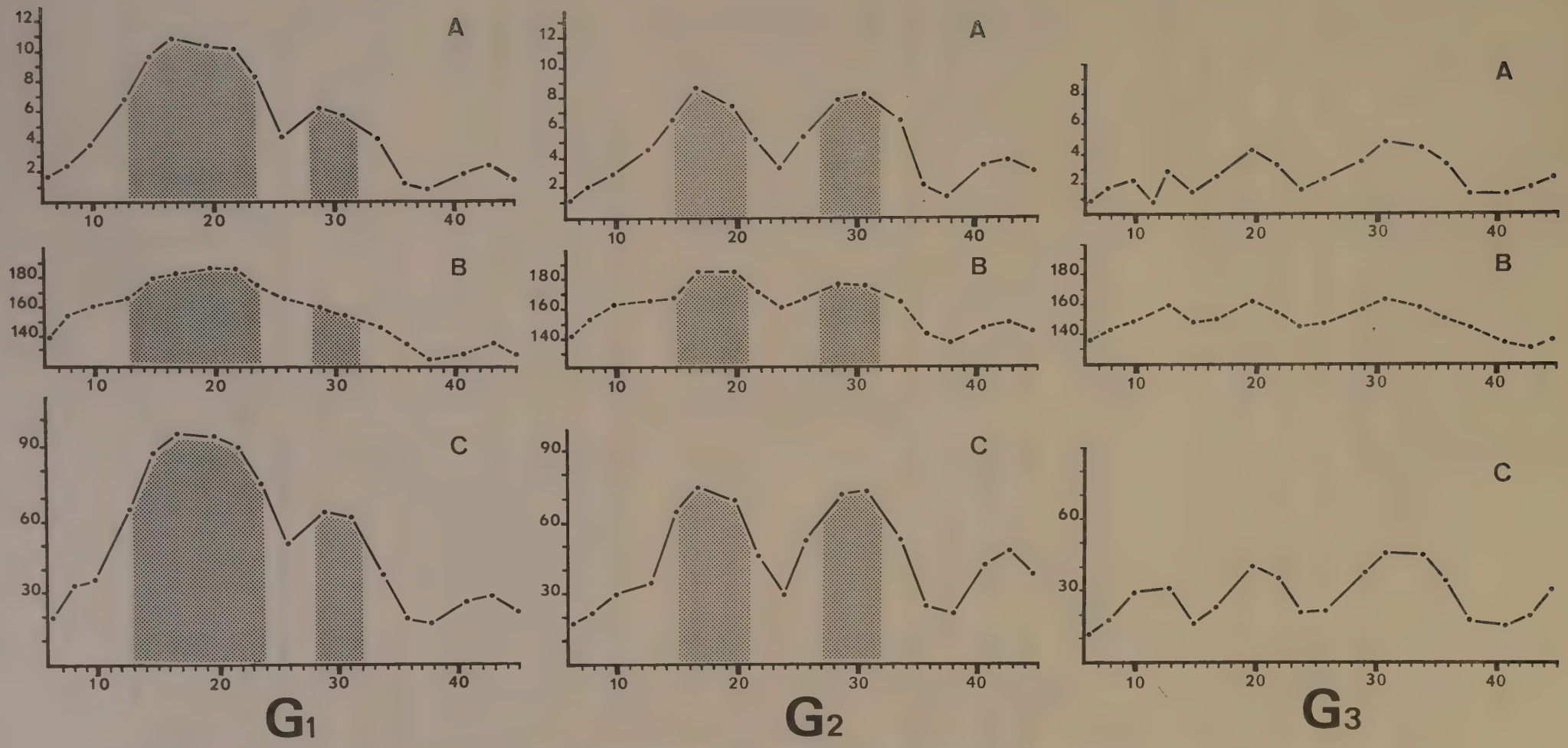
Sur ce critère des types différents de vol, nous avons observé 4 catégories de criquets (fig. 11 et 12 et tableau 5). Certains insectes peuvent voler souvent de façon soutenue, mûrir sexuellement précocement et avoir des cycles d'ovogenèse relativement brefs. Parmi ceux-ci, les uns manifestent une activité de vol particulièrement intense et précoce (catégorie G_1) ; les autres ont une activité inférieure et moins précoce (catégorie G_2).

Catégories	G_1 o/o	G_2 o/o	G_3 o/o	G_4 o/o
♀	21,3	31,06	34,9	12,6
♂	14,95	25,05	42,05	17,75

Tableau 5

L'activité des bons voiliers (G_1 et G_2) varie en fonction de leur âge. Des tests de durée limitée à 2 heures, tous les 2 jours, montrent que jusqu'à l'âge de 13 jours environ, le plus grand nombre de femelles vole de façon intermittente. Le vol d'entrée croît ainsi que le vol principal. Ces vols se confondent bientôt tandis que diminuent les intervalles d'inactivité entre les vols élémentaires. Le vol soutenu apparaît vers le 13ème jour après


A
B
C
P
10
20
30
40
G1
G2
G3



Figs. 11 et 12 - Courbes représentatives de la variation des paramètres caractéristiques du vol des criquets élevés en groupe.

A - Distance mesurée exprimée en kilomètres
B - Vitesse moyenne de déplacement exprimée en centimètres par seconde.
C - Durée de vol exprimée en minutes.

En abscisses, l'âge des insectes exprimé en jours.
En ordonnée, les valeurs absolues des paramètres étudiés.

P : Ponte

Epoque des vols soutenus importants.

la mue imaginale puis le vol redevient intermittent selon un processus inverse peu avant la première ponte. L'activité de vol s'annule lors du dépôt de l'oothèque, puis réapparaît progressivement. Le vol devient à nouveau soutenu. Elle diminue comme précédemment à l'approche de la seconde ponte. Les mêmes variations se reproduisent ultérieurement, L'activité diminue de même mais moins rapidement en cas de rétention de l'oothèque. D'un cycle à l'autre, l'importance du vol faiblit et, à partir du 4ème cycle, le caractère intermittent prédomine.

Dans les mêmes conditions expérimentales, les mâles sont moins nombreux que les femelles à voler de façon soutenue. L'expression de leur vol est moins précoce. Le vol soutenu apparaît chez eux de la même manière que chez les femelles, et atteint son maximum avant l'époque des pontes mais 5 à 10 jours après son établissement, il fait progressivement place au vol intermittent, tandis que la quantité totale de vol diminue. Quelques jours, plus tard, le vol soutenu réapparaît puis disparaît peu à peu. L'activité diminue en même temps et cette diminution est plus forte et plus durable que la première fois. Le vol reste intermittent du 35ème jour à la fin de la série de tests. D'une période d'activité à l'autre, la quantité de vol diminue et pour chacune d'elles, le nombre de jours où le vol est maximum diminue alors qu'augmente le nombre de jours où l'activité est minimum.

Au cours des 80 premiers jours qui suivent la mue imaginale (note n° 3), ces criquets, s'ils sont testés tous les dix jours environ et sans limitation de durée, peuvent présenter deux périodes d'activité de vol soutenu (fig. 13 et tableau 6). La durée moyenne d'un seul vol soutenu peut atteindre 14 heures. Certains volent pendant plus de 20 heures de suite.

Les criquets (G_3) manifestent aussi des successions d'activité plus ou moins importante (note n° 2). Les périodes sont plus nombreuses et plus courtes. Le vol soutenu n'apparaît plus. L'activité maximum s'observe en général chez les mâles de cette catégorie après l'époque où leur femelles effectuent la première ponte. Certains d'entre eux, testés tous les 10 jours (note n° 3) peuvent exprimer une fois, parfois 2 fois un vol soutenu de faible durée (1 à 3 h). D'autres criquets enfin n'ont le plus souvent qu'une activité de vol intermittente analogue à celle des animaux précédents ou très

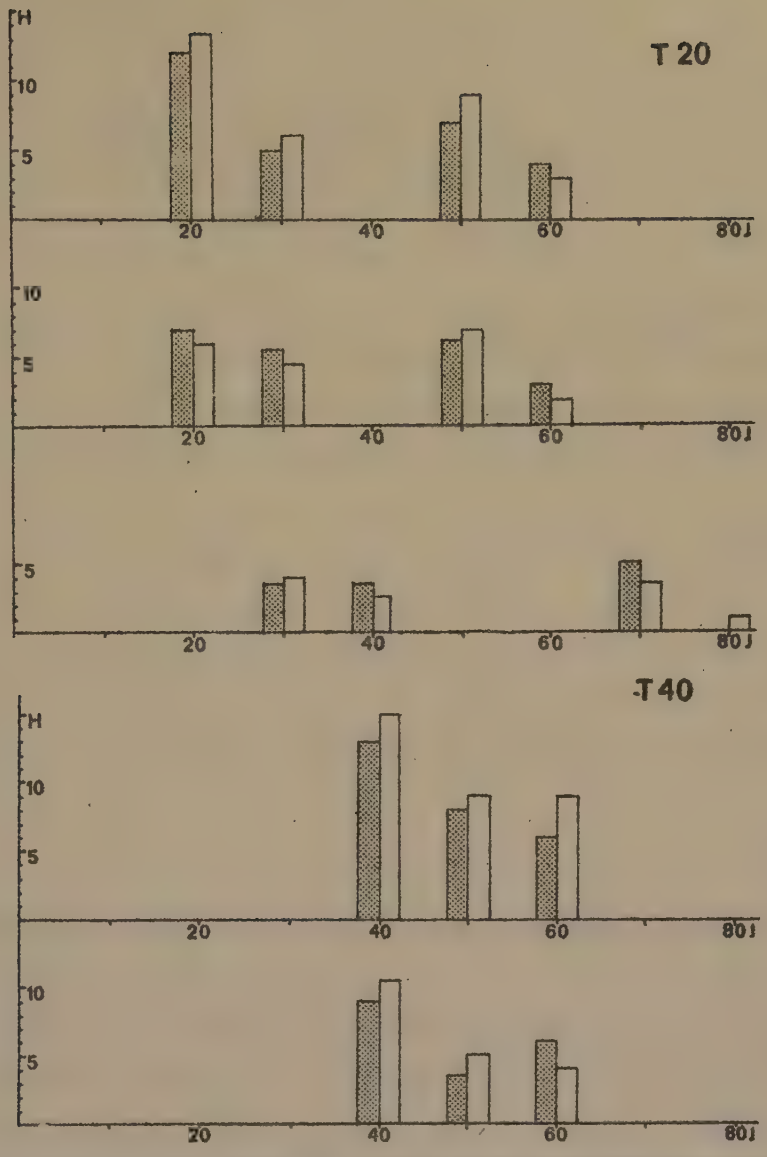


Fig. 13 – Variations des capacités de réponse « vol continu » en fonction de l'âge auquel débutent les tests. *En abscisse* figure l'âge des criquets (en jours) ; *En ordonnée* figurent les durées de vol continu (en heures) ; T 20, T 40 : premier test à l'âge de 20, 40 jours (*voir* texte). En pointillé : ♀ ; en blanc : ♂.

Tableau 6

		Premier test le 20e jour						
		Premier vol continu le 20e jour (*voir* texte)	Premier vol continu le 30e jour	Premier test le 40e jour (*voir* texte)	Vols tardifs	Vol court unique	Absence de vol continu
♀	%	17 26	6		18	9	24
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)	28 19,30	12		—	2,10	0
♂	%	14 21	9		14	13	29
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)	31 21,30	11		—	1,50	0
♀	%			19 35	14	13	19
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)			27 18,30	—	1,55	0
♂	%			20 26	19	11	24
	Durée de vol fournie au 80e jour (en heures)			33 20		2,15	0

inférieure. Ils expriment en général, un vol soutenu de longue durée ou plusieurs vols du même type de durée très variable (1 à 20 h) ; ces vols s'expriment tardivement (catégorie G_4 - notes n° 2 et 3).

Chez les criquets élevés en groupe, l'activité de vol a une fonction biologique au niveau même de l'individu en accélérant la maturation ovarienne, (note n° 2). Ainsi, chez les animaux groupés, dans les cages de pré-traitement, les témoins pondent vers le vingt-quatrième jour alors que les animaux d'expérience, qui volent de façon limitée selon notre protocole (tests de 2 heures tous les 2 jours), pondent plus tôt, d'autant plus tôt et avec des interpontes d'autant plus courtes qu'ils volent davantage, ce qui est en accord avec les travaux de HIGHNAM et HASKELL (1964). L'activité de vol contribue ainsi vraisemblablement à condenser la période pendant laquelle les femelles peuvent pondre, ce qui les conduit à émettre le maximum d'oeufs dans les meilleurs délais.

B - CRIQUETS ELEVES EN ISOLEMENT DEPUIS UN NOMBRE VARIABLE DE GENERATIONS.

Elevés isolément depuis une ou plusieurs générations (note n° 4), les *Schistocerca* réagissent globalement à l'accrochage au manège par une "réaction de fuite" comme ceux élevés en groupe mais, au cours des suspensions et contrairement à ces derniers, les jeunes adultes cherchent beaucoup à se décrocher.

Dès la première génération d'isolement, le vol soutenu disparaît pratiquement et l'activité globale de vol est très réduite (fig. 14). Les meilleurs voiliers ne volent guère plus de 30 minutes sans s'arrêter (10 à 20 minutes le plus souvent). Le plus grand nombre de séquences de vol dure quelques minutes seulement. On trouve très souvent des séries de vols courts se succédant très vite. Ces séries peuvent durer 25 à 30 minutes, L'expression la plus courante est une succession de vols de 1 à 5 minutes (2 à 3 surtout) séparés par des moments de repos de durées voisines. Dans la nature, les insectes s'envolent, se posent ou planent (ROFFEY et POPOV, 1968 ; RAINEY, 1963). Ce type d'activité de vol n'est pas sans rappeler celui des animaux groupés qui ne volent guère que par intermittence (G_3)

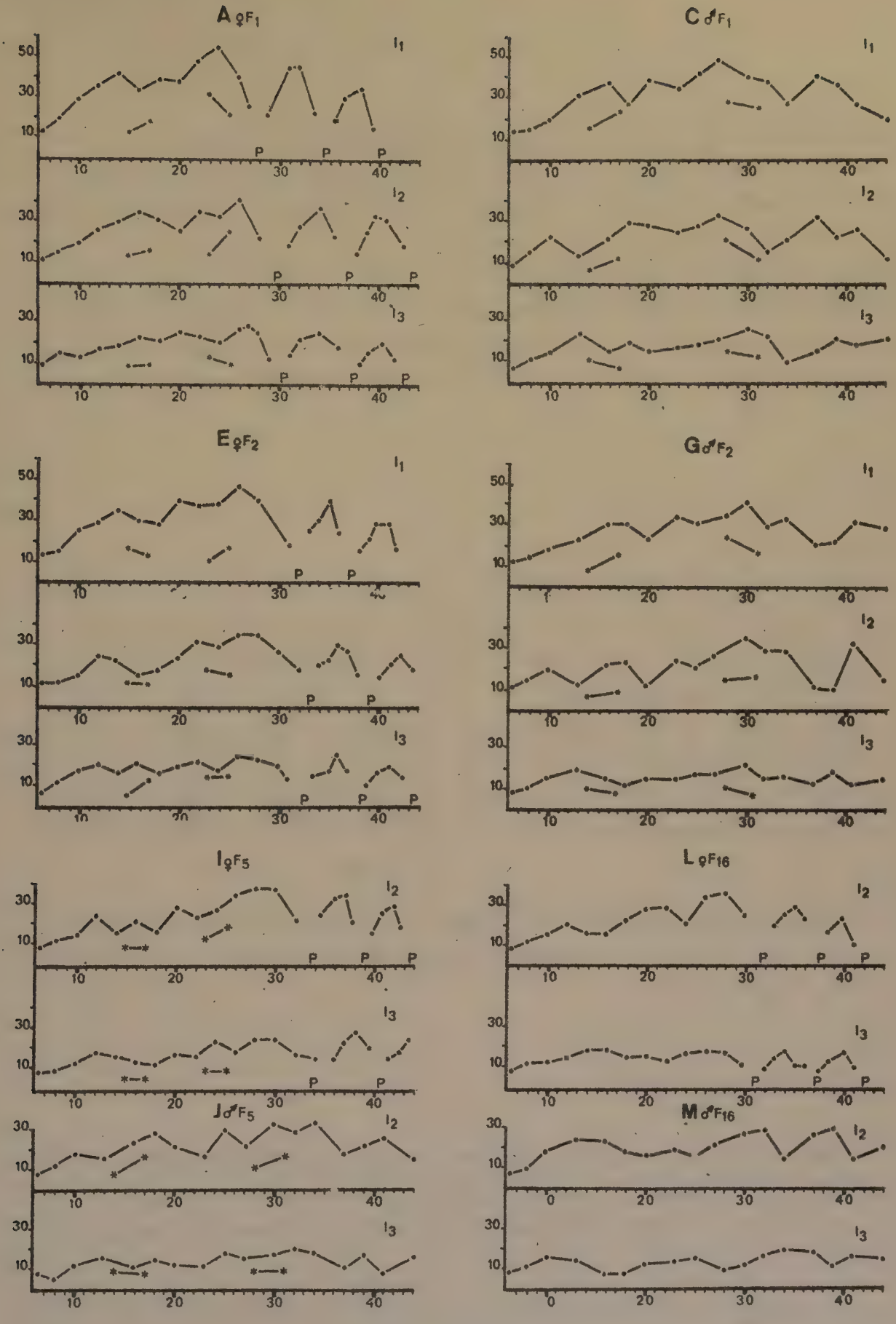


Fig.14 - Variations de la tendance au vol chez *Schistocerca gregaria* élevé isolément pendant 1, 2, 5 ou 16 générations

● à l'obscurité. ✱ en lumière naturelle P pontes

Au cours du vieillissement, l'activité de vol des insectes élevés en isolement présente alternativement des maxima et des minima (fig. 14). Une telle succession n'apparaît bientôt plus chez les criquets dont l'activité est si faible qu'elle se réduit en quelque sorte à la réaction de fuite après l'accrochage aux manèges. Ceci est la loi générale dès la 3ème ou la 4ème génération d'isolement (tableau 7). L'activité des mâles atteint son maximum peu après l'époque de la maturation sexuelle ce qui s'observe également chez un certain nombre d'animaux groupés (G_3).

Catégories *	♂						♀					
	F1	F2	F4	F5	F6	F16	F1	F2	F4	F5	F6	F16
I_1	15,85	9,5					23,5	12,8				
I_2	24,3	22,6		25,33		18,75	36,5	38,5		30		26
I_3	41,46	44		18		65	26	32		46		53
I_4	19,5	23,8		26,7		16,25	14	16,7		23,7		21

Tableau 7

Répartition en pourcentage par catégorie des criquets isolés volant à l'obscurité et en lumière naturelle.

* Les criquets élevés en isolement ont été classés en quatre catégories ($I_1,\ldots,I_4$) comme les criquets élevés en groupe ($G_1,..,G_4$). Bien entendu, les niveaux de tendance à voler ne correspondent pas.

IV - INFLUENCE DE L AGE DES CRIQUETS LORS DU PREMIER TEST. ACTION DE L'ACTIVITE-DE VOL SUR ELLE-MEME.

Les deux types de tests utilisés (notes n° 2 et 3) et l'examen de cas individuels montrent que chez *Schistocerca*, la durée des vols, d'abord limitée chez les jeunes bons voiliers, devient bien supérieure ensuite ; elle croît au moins jusqu'au 40ème jour (fig. 13). Parmi les criquets suspendus aux manèges pour la première fois 20 jours après la mue imaginale, 35 % des mâles volent pendant 9 heures au cours du premier test ; si ce premier test a lieu à l'âge de 40 jours, 46 % volent pendant 12 heures. De plus, au cours de la première période de vol, dans le premier cas (soit les 2 premiers tests), ils voleront pendant 14 heures ; dans le deuxième cas (soient les 3 premiers tests), ils volent pendant près de 25 heures.

On pourrait imaginer qu'une éventuelle accumulation progressive de réserves énergétiques avec l'âge explique la durée accrue des vols. En fait, les recherches effectuées au laboratoire (CHEU, 1952 ; HILL et al , 1968 ; WALKER et al., 1970) comme dans la nature (WALOFF, 1961) montrent que chez les mâles, les réserves du corps gras utilisées lors du vol augmentent pendant l'immaturité sexuelle. Elles diminuent ensuite avant que les insectes deviennent mûrs. Elles restent sensiblement stables alors jusqu'à l'âge où l'insecte devient sènescent. Elles se réduisent alors de plus en plus chez les femelles, les réserves varient cycliquement avec l'ovogenèse.

On ne peut donc mettre en cause la quantité de réserves utilisables au cours des vols puisqu'elles ne sont pas plus importantes à l'âge de 40 jours qu'à l'âge de 20 jours.

L'hypothèse envisagée ne suffirait d'ailleurs pas à expliquer l'aspect périodique de l'expression du vol. Ceci est particulièrement indiscutable lorsque les possi ilités de vol sont limitées à deux heures tous les deux jours (fig. 11 et 12). Souvent d'ailleurs, nos criquets cessent de voler alors que les réserves du corps gras sont encore abondantes. Et que dire des animaux qui volent très peu ? Que dire aussi des criquets élevés en isolement et qui ne volent pratiquement pas ? Sans doute la quantité de lipides est-elle presque deux fois inférieure avant la maturation sexuelle chez eux si on la

compare à celle des animaux élevés en groupe mais elle devient égale ensuite (CHEU, 1952*). Quoiqu'il en soit, l'activité de vol est si faible chez les criquets élevés en isolement que la quantité de réserves disponibles ne saurait intervenir.

D'autre part, pour un âge donné, (ici 40 jours) l'activité de vol est très différente selon que les animaux ont antérieurement fourni une grande activité de vol ou bien n'en n'ont pas encore exprimée faute de tests aux manèges*. Dans le premier cas, des criquets mâles testés pour la première fois à l'âge de 20 jours (fig. 13) fournissent au cours de la période de vol (deux tests) 14 heures de vol environ ; à l'âge de 40 jours, ils ne volent que pendant 10 heures (deux tests). Environ à ce même âge (50 jours), des criquets testés pour la première fois dans une série de 3 tests successifs voleront au total pendant 25 heures, mais les vols des 2 premiers tests (comparaison avec les cas précédents) durant 20 heures au total.

Au même âge, donc, des criquets ont une moindre activité de vol s'ils ont déjà fourni des vols soutenus importants ; l'aspect du corps gras est pourtant le même à l'âge de 40 jours dans les deux cas. Par ailleurs, la comparaison de la quantité de vol fournie avant le 40ème jour (c'est-à-dire au cours de la première période de vol dans nos protocoles) en soumettant les criquets à des tests de deux heures tous les deux jours (8 h 30, fig. 11), montre qu'elle est inférieure à celle exprimée par des criquets suspendus aux manèges pour la première fois à l'âge de 20 jours (fig. 13) puis tous les 10 jours (14 h), chaque test n'étant arrêté qu'après la cessation même du vol . Bien que les protocoles soient différents, l'analyse de ces données et de cas individuels suggère que la différence tient essentiellement à la précocité des tests dans le premier cas.

De la même façon, après une longue activité de vol, un certain temps est souvent nécessaire pour qu'apparaisse une tendance au vol consistante.

*Leurs réserves glucidiques ne sont pas connues.

* Parfois, chez quelques vieux criquets élevés en isolement depuis l'éclosion apparaissent 1 ou 2 vols soutenus de 1 à 2 h chacun si les tests sont très

* (suite)
espacés. Ceci laisse à penser que si des criquets de populations dispersées ne volent pas pendant longtemps (facteurs climatiques défavorables), certains pourront, par moments, avoir une meilleure tendance à voler ce qui peut contribuer à expliquer chez *Schistocerca* l'hétérogénéité de l'activité de vol dans ce type de population.

Inversement, certains criquets allatectomisés ou non, de tendance à voler et d'âge moyens semblent parfois perdre cette tendance si, pendant un temps assez long (plusieurs semaines), ils ne peuvent l'exprimer faute d'une suspension à un manège.

V - INFLUENCE DES STIMULI VIBRATOIRES.

Jusqu'à présent, nous avons isolé les criquets lors des tests avec les manèges afin de connaître l'évolution individuelle de leur tendance au vol en fonction du seul état interne. Cependant, il est utile de mesurer l'effet du groupement pendant le vol (note n° 5) puisque les essaims naturels sont formés d'un très grand nombre de groupes de criquets. De plus, les processus d'envol des essaims et de conservation de leur cohésion bien que souvent décrits ne sont pas encore expliqués : on admet que deux facteurs peuvent intervenir : les stimuli visuels (HASKELL, 1957) et les stimuli auditifs (UVAROV, 1962).

Il est très difficile dans notre procédure expérimentale de contrôler les stimuli visuels à cause de la structure même des manèges (les mouvements des rayons à l'extrémité desquels sont suspendus les criquets constitueraient, entre autre, autant d'artefacts). Aussi avons-nous seulement recherché l'effet possible des stimuli vibratoires en utilisant le dispositif d'"essaim" décrit plus haut (fig. 7), qui place les criquets dans d'excellentes conditions d'interrelations acoustiques (HASKELL, 1957).

Nos enceintes sont à une température de 35°. Les expériences ont lieu à l'obscurité afin d'éliminer tout effet dû à la vision. Le rôle possible de l'olfaction a été écarté à la suite de tests au cours desquels des mâles volaient en position alternée avec des femelles. Les résultats n'ont montré aucune différence. Cependant pour maintenir rigoureuses les conditions expérimentales, nous ne tenons compte que des vols en essaims unisexués.

A - VOL EN ESSAIM ARTIFICIEL.

Les résultats similaires obtenus avec des criquets de souche isolée ou de souche groupée montrent qu'à tendance au vol égale, le degré d'excitabilité et les performances sont voisins.

La disposition en essaim artificiel de criquets de même tendance à voler (tendance connue par des suspensions en isolement avant et après le test en essaim) engendre une augmentation de l'activité de vol individuelle (13 à 76 %).

L'augmentation est supérieure si le criquet est environné d'individus ayant un vol intermittent. Ainsi, la durée d'activité d'un individu de faible tendance au vol s'accroît de 49 % s'il est dans un groupe volant par intermittence et de 28 % si ce groupe est composé de criquets volant sans arrêt.

Les changements causés par les envols et les arrêts de vol et les vibrations dues à l'impact des ailes sur les pattes arrières sont particulièrement dynamogéniques (fig. 15). Ils engendrent le vol ou contribuent à son entretien chez les criquets avoisinants. Notons que l'efficacité des envols et de certains arrêts de vol est certainement renforcée par le fait que c'est, entre autres, à ce moment de l'activité de vol que se produisent les impacts des ailes sur les pattes métathoraciques.

L'augmentation est proportionnelle à la tendance au vol propre des animaux (tendance exprimée lors des vols en isolement qui précèdent ou suivent le test en essaim). Elle peut varier de 21 % avec des criquets capables de voler, isolés, pendant 15' environ lors d'un test de 2 heures, à 76 % avec ceux qui volent, isolés, pendant une heure dans le même temps.

Mais, quand les criquets effectuent de longs vols soutenus, seule, en général, l'activité déployée au cours de la dernière heure ou des deux dernières heures (activité intermittente) est particulièrement efficace pour les criquets voisins. De tels animaux ont une durée de vol augmentée d'environ 25 %. Les vols soutenus même accompagnés du bruit des ailes sur les pattes métathoraciques sont moins entraînants que de fréquents envols et arrêts de vol qui introduisent au niveau de l'ambiance vibratoire des changements plus importants.

Les vibrations produites lors des envols ont une efficacité d'entraînement certaine, comme parfois celles dues aux arrêts de vol. Nul doute doute que dans la nature, la période pendant laquelle les criquets, après s'être réchauffés le matin, volètent en tous sens, s'envolant et se posant sans cesse (milling) ne soit particulièrement efficace pour élever la tendance au vol de l'ensemble des criquets, indépendamment de l'élévation de la température du corps par les muscles alaires (WEIS-FOGH, 1964 a).

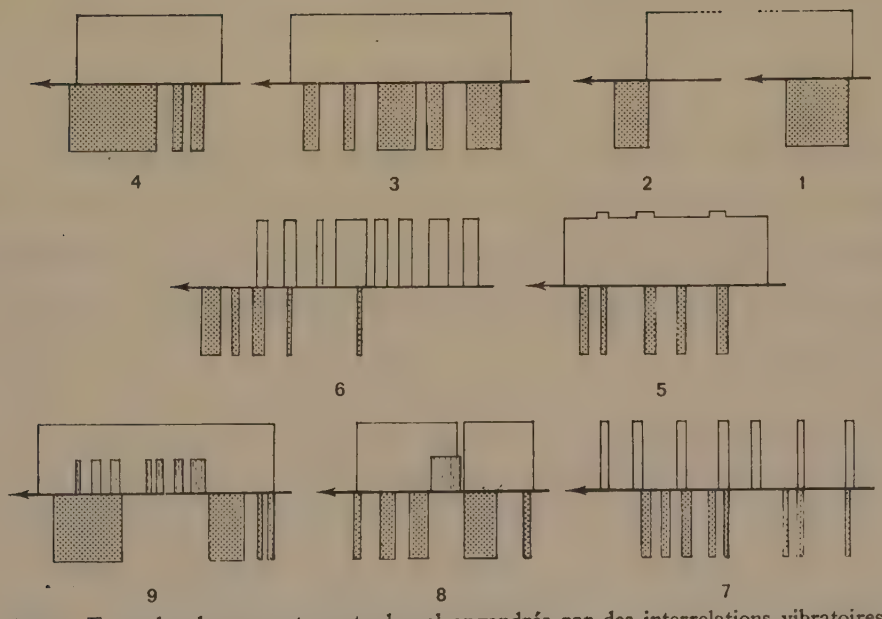


Fig 15 Exemples de comportements de vol engendrés par des interrelations vibratoires. (D'après des enregistrements. Pour simplifier, on a uniformisé les vitesses de déplacement) case blanche: vol du criquet "entraineur" (I), case pointillée: vol du criquet "entrainé" (II), case striée: vol du criquet "entrainé" (III).

Bientôt ceux-ci volent plus longtemps et par groupes entiers (surging) avant que l'essaim ne s'élève adoptant une direction générale de déplacement (KENNEDY, 1951).

Dans la nature, l'efficacité dynamogénique des envols contribue certainement à homogénéiser le départ des essaims bien que le contact tarsien diminue la valeur des stimuli acoustiques (BUSNEL et BUSNEL, 1956). En fait, le niveau d'excitabilité atteint par les individus d'un essaim doit être très supérieur à ce qu'il est chez les animaux de laboratoire.

Chez les jeunes adultes capables de seuls vols intermittents, ce phénomène d'entraînement doit également contribuer à augmenter leur tendance au vol.

Lors des grands déplacements en altitude, les vibrations émises par les criquets en vol peuvent, au moins dans certaines conditions de densité, augmenter le potentiel de vol des individus les moins vigoureux et par là même accroître les possibilités de déplacement de l'ensemble des criquets d'un essaim.

Cet effet d'entretien du vol peut s'ajouter à l'effet de bordure (edge effect) décrit par WALOFF (1958, 1967) et contribuer à maintenir la cohésion des essaims.

Des stimulations visuelles interviennent très probablement dans le comportement des criquets se trouvant à la périphérie des essaims. Ces stimulations visuelles peuvent également entrer en jeu lors des envols et lors des déplacements en altitude, comme le suggèrent aussi YENON et al., 1971 dans un récent travail, mais nous pensons qu'elles ne doivent pas être seules à jouer un rôle. Les phénomènes vibratoires constituent dans les essaims de criquets, à l'envol et lors du vol un facteur de cohésion particulièrement important, sans doute, lorsque les migrations s'effectuent la nuit.

B - EXEMPLES D'INTERACTIONS.

Afin de mieux comprendre les phénomènes d'interaction dans un essaim artificiel, nous avons été amenés à simplifier les conditions expérimentales

en réduisant le nombre de criquets suspendus simultanément aux manèges à deux ou à trois.

L'écart minimum entre deux criquets voisins est alors de 40 cm, l'écart maximum est de 135 cm. Entre chaque "anneau" de vol se trouve un disque de polystyrène expansé (épaisseur 4 mm) largement percé en son centre. Ce disque supprime les remous d'air causés par le déplacement des criquets. Nous indiquons quelques exemples simples (fig. 15).

Le temps de latence séparant la séquence comportementale "active" du criquet-entraîneur de la "réponse" du criquet-entraîné, varie entre quelques dixièmes de seconde et quelques minutes. Ce temps dépend de la qualité du comportement du premier et du degré d'excitabilité du second. C'est pourquoi les schémas représentés servant seulement à montrer le principe de quelques interactions typiques ne comportent pas d'échelle de temps.

Ces exemples montrent qu'il existe des relations complexes entre le comportement de criquets ayant la possibilité de voler simultanément dans une même enceinte isolée. Ces relations sont de nature vibratoire et ne sont pas dues aux remous d'air causés par le déplacement des criquets.

Les envols sont très efficaces pour engendrer le vol chez des criquets avoisinants. Ils introduisent une variation brusque dans l'ambiance acoustique ; le bruit des battements d'ailes est souvent élevé au tout début du vol (impacts des ailes sur les pattes métathoraciques).

Les arrêts de vol introduisent aussi une variation importante dans l'ambiance sonore, ils sont souvent précédés de bruits de battements d'ailes importants. Si le vol est silencieux jusqu'au moment où ont lieu les bruits de battements d'ailes, ils peuvent induire l'envol des criquets voisins. Si au contraire, le vol est bruyant, l'arrêt de vol peut causer l'arrêt de criquets voisins.

Un vol soutenu peut aussi être entraînant surtout s'il est accompagné du bruit causé par l'impact des ailes sur les pattes métathoraciques.

L'envol d'un criquet peut accroître la vitesse de déplacement d'un criquet en vol.

Il peut y avoir réaction différée entre le comportement du criquet entraîneur et celui du criquet entraîné ce qui peut, dans certains cas, relever d'une nécessité de sommation des excitations.

L'envol et le vol même du criquet entraîné peuvent retentir sur l'activité du criquet entraîneur, il peut y avoir interaction entre les criquets. Ceci laisse aux termes utilisés une valeur de description momentanée, chaque criquet d'un ensemble pouvant jouer successivement les rôles d'entraîneur et d'entraîné.

Une brève analyse de chaque exemple est contenue dans la note n° 5 (page 64).

VI - INFLUENCE DE LA LUMIERE ET DE L'OBSCURITE.

Nous avons rappelé dans l'introduction que les criquets, groupés en essaims, se déplacent le plus souvent de jour mais parfois aussi la nuit. Les populations dispersées se déplacent peu et des vols peuvent avoir lieu au cours des heures qui suivent la tombée de la nuit ; les premiers envols ne débutant que plusieurs dizaines de minutes après l'établissement de l'obscurité.

Aucune recherche expérimentale concernant le caractère diurne ou nocturne du vol des criquets n'existe à notre connaissance.

Nous avons étudié l'effet de différents types d'éclairement sur l'activité de vol des criquets (notes n° 4, 6 et 7) en utilisant le dispositif suivant : chaque enceinte de vol est éclairable par une ampoule située à la verticale de l'axe du manège et sensi lement dans le plan ho.izontal où se déplace le criquet. Les parois internes sont d'un blanc uniforme et la lumière visible y est réfléchie de manière égale sans zone de brillance. (facteur de luminance $\beta = 1$ entre 4 000 et 7 000 Å)*. Les vols à la lumière naturelle ont lieu dans une enceinte comportant une vitre laissant passer, à énergie égale, toutes les radiations excenté la catégorie de rayons ultra violets nocifs pour l'homme (2 600 à 3 500 Å).

*$\beta(\lambda)$ est le facteur monochromatique de luminance

$$\beta = \frac{L}{L_o}$$

c'est le rapport entre la luminance d'une surface colorée diffusante (L) et celle d'un diffuseur parfait (L_o), pour la longueur d'onde λ.

β varie en général avec la direction d'incidence et d'observation. Tel qu'il a été mesuré (faible variation avec ces angles), le facteur moyen coïncide avec le facteur théorique.

L_o a été mesuré à l'aide d'un diffuseur parfait (magnésie).

A - RESULTATS.

La lumière, qu'elle soit naturelle ou artificielle, inhibe le vol des criquets élevés en isolement (note n° 4, pages 31-33). Il en est de même pour une partie des individus élevés en groupe (G_3) (note n° 6, page 15). Cependant parmi les criquets "groupés", il en est qui volent à la lumière naturelle comme ils le font à l'obscurité quand leur tendance à voler a atteint son maximum, (note n° 6, pages 13-14). Les résultats obtenus en lumière naturelle comme en lumière artificielle (plus inhibante mais plus aisée à utiliser) montrent que l'inhibition du vol est proportionnelle à l'intensité de l'éclairement et inversement proportionnelle à la tendance à voler des animaux.

D'autres expériences ont été effectuées en soumettant les criquets alternativement à la lumière et à l'obscurité, le passage d'une situation à l'autre étant progressif (note n° 7). Dans la nature, la lumière et l'obscurité ne se succèdent jamais brutalement en une fraction de seconde : des changements de luminosité sont parfois rapides (nuages qui passent) mais toujours progressifs. L'expérience montre que tout passage instantané de la lumière à l'obscurité et inversement provoque une réaction de vol immédiate (une illumination de 0.1 lux suffit). Cette sorte de "réaction de fuite" constitue un artefact. Nous avons donc mis au point un programmateur qui permet d'obtenir progressivement, en 3 minutes environ, des séquences alternativement lumineuses ou obscures. Cette vitesse de variation est un compromis entre un changement trop rapide conduisant à l'artefact désigné ci-dessus, et une variation trop longue pouvant interférer avec les vols spontanés des criquets. Des expériences similaires à la lumière naturelle ont été effectuées avec un système de rideaux progressifs.

Les résultats obtenus confirment les précédents : si le criquet vole lors de l'établissement de l'éclairement, il s'arrête d'autant plus tôt et plus longuement que sa tendance au vol est faible et que l'intensité lumineuse est forte. Mais les résultats donnent des indications supplémentaires sur le comportement de vol : quand s'établit l'obscurité, l'activité de vol que peut présenter un criquet inactif apparaît d'autant plus tard que la lumière à laquelle il a été soumis auparavant était plus forte et que sa tendance à voler est faible. La lumière exerce une inhibition "rémanente" qui semble agir comme l'inhibition "instantanée".

Pour un éclairement donné, les deux types d'inhibition dépendent de la seule tendance au vol et non de différences pigmentaires dans les photorécepteurs (ROONWAL, 1953) ou les messages reçus (QUEINNEC et al., 1970) dus à la densité de l'élevage.

B - INTERPRETATION DES OBSERVATIONS DE TERRAIN.

Ces résultats contribuent à expliquer pourquoi les criquets des populations très dispersées ne volent pas le jour et que certains d'entre eux peuvent voler quelque temps après l'établissement de l'obscurité si la température le permet. Ils expliquent aussi pourquoi les criquets groupés en essaims peuvent voler pendant le jour.

Fondamentalement, le criquet Pelerin pourrait se déplacer en vol à l'obscurité si sa tendance à voler est suffisante ; la faculté de se déplacer en vol le jour, nécessitant une tendance au vol relativement importante, serait un effet secondaire du groupe. Le fait de vivre dans des conditions de grande densité, favorise les interstimuli et modifie l'état interne des criquets. Cependant tout ceci n'explique pas pourquoi les vols diurnes des essaims sont bien plus fréquents que les vols nocturnes.

Les températures diurnes normalement supérieures aux températures nocturnes favorisent l'élévation du niveau de la dynamique nerveuse. Mais les criquets ne s'envolent pas si aisément, les essaims mettent en général des heures avant de partir en masse (GUNN et al., 1948 ; KENNEDY, 1951 ; WALOFF et RAINEY, 1951). L'état interne dont dépend la tendance au vol de chaque criquet est au départ très important. WEIS-FOGH (1952) et CHAPMAN (1959) lui accordent un rôle considérable. Mais quel que soit leur état interne, ils ont tous besoin d'être stimulés pour s'envoler et a fortiori pour voler de façon continue.

La lumière permet les effets très actifs des interstimuli visuels. Des stimuli tactiles et vibratoires s'y ajoutent. L'ensemble modifie l'état interne des criquets.

De plus, au cours de la matinée, naissent des courants thermiques qui stimulent l'envol des criquets. L'essaim finit par s'envoler.

L'action de la lumière intervient donc de façon très importante sur la biologie des criquets. Elle conditionne aussi dans une certaine mesure les possibilités de dispersion des animaux puisque les températures nocturnes ne permettent pas souvent les vols et que les vents ont, en général, un rôle porteur bien diminué.

C - ROLE DES YEUX ET DES OCELLES DANS L INDUCTION AU VOL ET SA CESSATION.

Nous avons tenté de savoir quels photorécepteurs sont impliqués dans les expériences mettant en jeu l'activité de vol et l'éclairement (note n° 8). Nous avons pour cela utilisé le même dispositif que pour les expériences précédentes. L'occlusion des yeux, des ocelles ou bien des deux est réalisée à l'aide d'une couche opaque déposée sous loupe binoculaire afin de ne pas léser les organes frontaux aérosensibles. Les tarses des pattes prothoraciques sont plongés dans de la paraffine ce qui empêche les criquets d'abimer la couche opaque. Des tests à l'obscurité permettent de connaître la tendance à voler des animaux avant et après les tests de séquences alternativement d'obscurité ou de lumière.

Les résultats obtenus montrent que dans nos conditions expérimentales, l'inhibition du vol par la lumière s'effectue par l'intermédiaire des yeux et non par celui des ocelles. Ce ne serait donc pas comme le suggère ALBRECHT (1967) en s'appuyant sur des résultats obtenus par HOYLE (1955) une diminution des stimuli photiques au niveau des ocelles qui provoquerait l'envol des solitaires après le coucher du soleil mais une diminution d'excitation oculaire.

Nos expériences montrent d'autre part que dans nos conditions d'expériences la vitesse moyenne de vol de *Schistocerca* ne dépend pas plus des récepteurs mis en jeu que de l'éclairement. Ceci est à rapprocher de ce qu'aucune observation de terrain ne précise qu'il y ait des différences dans la progression des criquets entre le jour et la nuit.

L'ensemble de ces résultats montre de plus que les criquets réagiraient différemment à l'occlusion de photorécepteurs selon qu'ils se déplacent en volant ou en marchant puisque dans ce dernier cas, *Locusta* ne se déplace plus si ses ocelles sont occlus (CASSIER, 1965 c). Chez *Schistocerca* ce principe est moins strict puisque la vitesse de marche n'est que diminuée (GOODMAN, 1970).

Il est possible de penser que la sommation sensorielle évoquée dans notre introduction à propos de la mise en jeu du moteur alaire assure assez aisément des suppléances dans le cas du vol.

VII - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE.

L'activité de vol en fonction de la température n'a pas été étudiée systématiquement, cependant nous avons consigné quelques observations dont voici l'essentiel (note n° 6, page 15).

Des criquets de 6 à 10 jours, à cuticule ferme mais encore assez souple, venant d'une cage à 35° et suspendus à 44-45°, meurent au cours d'une suspension de deux heures dans la proportion des deux tiers pour les ♂ et du tiers pour les ♀. L'activité consiste surtout en une suite très serrée de très courts envols. Le rôle de la perte d'eau au travers du tégument n'a pu être apprécié.

Pour des insectes à cuticule parfaitement dure, issus d'une cage obscure à 30°, la vitesse et la durée moyenne de vol et sa distribution ne varient pas sensiblement s'ils sont suspendus de 30 à 37° ; si la cage est à 35° ils peuvent être suspendus de 30 à 41° sans grandes variations. A 30 ou 40° on obtient des vols continus normaux.

Des criquets, pris lors de leur période d'activité maximum et suspendus à 45°, ont volé sans s'arrêter lors de suspensions de deux heures bien que leur vitesse ait peu à peu décliné.

La fragilité des mâles vis-à-vis des femelles est très nette chez les jeunes, moins nette ensuite. La fragilité des jeunes aux hautes températures est attribuable sans doute à une déshydratation (tégument encore trop perméable) ou bien à une régulation insuffisante de la température thoracique (WEIS-FOGH, 1964 a).

Les criquets en vol sont d'autant plus résistants aux hautes températures relatives qu'ils ont une cuticule plus dure, qu'ils sont plus âgés et que leur température d'élevage est plus élevée. Les vols soutenus persistent d'autant plus que la tendance au vol est plus grande. Celle-ci rend les criquets moins sensibles aux facteurs inhibiteurs de l'environnement.

Dans la nature, la température diurne normalement très supérieure à celle de la nuit favorise considérablement l'élévation du niveau dynamique des criquets dont dépend leur expression locomotrice. Mais si la température devient trop élevée, elle peut inhiber le comportement de vol chez le criquet *Nomadacris septemfasciata* par exemple (au milieu de la journée le plus souvent) RAINEY, WALOFF, BURNETT (1957), CHAPMAN (1959).

Notons à ce sujet que ceci ne concerne probablement que l'envol. Nous avons mis en évidence que des criquets peuvent voler à de fortes températures ambiantes de l'ordre de 40°, au-delà de 41-42° le vol soutenu est encore normal chez les criquets élevés à 35°. Aux approches de 45° le vol reste continu mais la vitesse diminue progressivement au cours de la suspension de deux heures, ce qui indique une moindre efficacité momentanée du système de vol. Ces résultats confirment les travaux de NEVILLE et WEIS-FOGH (1963).

Nous avons établi que de la température ambiante dans laquelle se trouve habituellement l'organisme dépendent aussi les possibilités de vol à haute température. En effet, les criquets élevés à 35° peuvent voler normalement de façon soutenue à 40-42° environ contre 37-39° pour les criquets élevés à 30°.

L'activité de vol des criquets dépend de la régulation de la chaleur interne du criquet au niveau surtout du pterothorax. Cette régulation est notamment assurée par l'air ambiant dans lequel ils se déplacent (PARRY, 1951 ; DIGBY, 1955 ; CHURCH, 1960) et, dans la nature, suivant la vitesse du vent et les positions relatives du vent et des criquets (DIGBY, 1955).

La perte d'eau de l'organisme contribue à cette régulation en abaissant dans la proportion de 17 % à 35 % l'élévation de température due à l'activité de vol (CHURCH, 1960).

Au cours des vols la fréquence et l'amplitude des mouvements abdominaux s'accroissent permettant une meilleure ventilation générale (MILLER, 1960). Mais ce sont surtout les mouvements des muscles alaires affectant le volume du thorax qui augmentent la ventilation des muscles pterothoraciques (WEIS-FOGH 1964 b ; MILLER, 1960). Une telle ventilation accroît la transpi-

ration ce qui réduit l'augmentation de la température interne engendrée par le travail musculaire (WEIS-FOGH, 1964 b).

La perte d'eau s'effectue pour les deux-tiers au niveau des stigmates et pour un tiers à travers la cuticule, entre autre pour l'abdomen au niveau des plages signalées par SLIFER (1951). La perméabilité de ces plages a été établie par MAKINGS (1968). Celles-ci deviennent surtout perméables à partir de 40°. Durant le vol, la face dorsale du criquet est soumise à une ventilation accrue car elle est à découvert et située dans une zone de fortes turbulences relatives créées par le battement des ailes ; ceci, pensons-nous, accroît peut-être le rôle joué par ces plages.

Cependant, selon CHURCH (1960), les deux-tiers de l'évaporation s'effectuant au niveau du pterothorax par les stigmates, la perméabilité de la cuticule a un effet limité dans la réduction de l'excès de chaleur engendrée par le vol, et cela d'autant plus que les échanges calorifiques semblent réduits entre l'abdomen et le ptérothorax (CHURCH, 1960). A des températures très élevées, de l'ordre de 45°, la cuticule devient deux fois plus perméable (HOLGATE, 1956) mais le vol cesse en général avant qu'un tel effet puisse avoir lieu si le criquet n'a pas une très forte tendance au vol (CHURCH, 1960) ou bien la vitesse de déplacement diminue régulièrement lors de vols continus pouvant durer deux heures au moins ainsi que nous l'avons observé.

VIII - INFLUENCE DU SYSTEME NEUROENDOCRINIEN.

Les diverses mesures caractéristiques d'une activité de vol en conditions expérimentales permettent de décrire et quantifier ce que nous avons nommé une "tendance au vol". Cette tendance, nous l'avons vu, dépend dans son expression de multiples conditions biologiques, physiologiques ou écologiques. Or le système neuroendocrinien est obligatoirement évoqué lorsque l'on aborde les problèmes de la physiologie phasaire, de la physiologie sexuelle ou même de la simple ontogenèse. Le vol, nécessitant l'utilisation de réserves énergétiques, dépend des systèmes régissant le stockage et la synthèse des glucides et des lipides utilisées. Le fonctionnement du corps gras, principal organe concerné, dépend du système endocrinien (ODHIAMBO, 1966 b ; MINSK, 1967 ; MÜLLER et ENGELMAN, 1968 ; CAZAL, 1971 ; WALKER et BAILEY, 1971). L'utilisation des lipides dépend aussi, au moins d'une hormone adipokinétique présente dans les *corpora cardiaca* (MAYER et CANDY, 1969 b). Le taux de glucides hémolymphatiques dépend de la *Pars intercerebralis*, des *corpora cardiaca* et des *corpora allata* (MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969 ; CAZAL, 1971 ; WALKER et BAILEY, 1971).

Il se révèle donc indispensable de connaître les répercussions du fonctionnement de la sphère neuroendocrinienne sur les variations de la tendance à voler de *Schistocerca gregaria* (notes n° 9 à 14).

A - PRECISIONS MORPHOLOGIQUES.

La morphologie générale et l'anatomie fine du cerveau et celle du système rétrocérébral (*corpora cardiaca* et *corpora allata*) d'acridiens grands migrateurs ont fait l'objet de nombreux travaux et GIRARDIE (1970) a publié une synthèse exhaustive des connaissances sur les neurosécrétions cérébrales chez les acridiens.

Parmi ceux-ci, *Locusta migratoria migratorioides* a été le plus étudié (JOLY, 1949, 1960, 1967, 1968, 1969, 1970 ; ALBRECHT, 1953 ; OZBAS, 1957 ; QUO FU, 1959 ; SATIJA, 1957, 1958 ; RAABE, 1964 ; CASSIER, 1965a ; BROUSSE GAURY, 1967 ; GIRARDIE, 1967 ; CASSIER et FAIN MAUREL, 1970 ; CAZAL, 1971 ;

HIGHNAM et WEST, 1971). *Schistocerca* est beaucoup moins connu. Citons les travaux de HIGHNAM (1961a) et de ODHIAMBO (1966 d,e,f sur l'espèce *gregaria* et ceux de STRONG (1965) sur l'espèce *paranensis*.

Pour une meilleure compréhension des expériences que nous avons effectuées, nous exposerons la topographie générale de l'ensemble (fig. 16) *Pars intercerebralis* (Pi), *corpora cardiaca* (cc), et *corpora allata* (ca) car l'étude qu'en a fait HIGHNAM (1961a) est très schématique et parfois peu claire.

Chez *Schistocerca gregaria*, le cerveau est relié postérieurement aux *corpora cardiaca* par deux paires de nerfs principaux : les nerfs cérébrocardiaques 1 et 2 (ncc 1 et ncc 2). Des *corpora cardiaca* part une paire de nerfs allatocardiaques (nca 1) aboutissant aux *corpora allata*, paire de glandes globuleuses situées de part et d'autre de l'oesophage.

Une paire de très courts nerfs relient les *corpora cardiaca* au ganglion hypocérébral (ghc) immédiatement sous-jacent. Celui-ci émet vers l'avant un nerf récurrent (nr) le reliant au ganglion frontal et vers l'arrière une paire de nerfs oesophagiens (nœ) qui se dédoublent très tôt.

Examinons de façon moins succincte cet ensemble. Chez *Schistocerca gregaria*, la région médio-antéro-dorsale du protocérébron présente en surface une zone losangique légèrement renflée et d'un jaune souvent plus foncé que celui des régions voisines. Elle est située juste au-dessus du nerf ocellaire médian. Cette zone recouvre deux groupes d'environ 1 200 cellules neurosécrétrices médianes chacun. Ces cellules sont de différents types (A,B,C,D) (HIGHNAM, 1961a). La *Pars intercerebralis* possède d'autres cellules neurosécrétrices (STRONG, 1965 ; GIRARDIE, 1970).

Deux groupes parallèles de prolongements axoniques des cellules neurosécrétrices médianes de la *Pars intercerebralis*, les nerfs cérébrocardiaques (ncc 1), descendent d'abord verticalement dans le cerveau puis se croisent bientôt partiellement. Après ce chiasma, les deux faisceaux à nouveau parallèles deviennent à peu près horizontaux passent sous le neuropile protocérébral sagittal et émergent à la face postérieure du cerveau qu'ils quittent pour rejoindre la partie neurohémale des *corpora cardiaca*. Ces trajets sont aisés à suivre grâce à la colorabilité de neurosécrétions qu'ils véhiculent (le matériel est ici coloré par la fuchsine paraldéhyde).

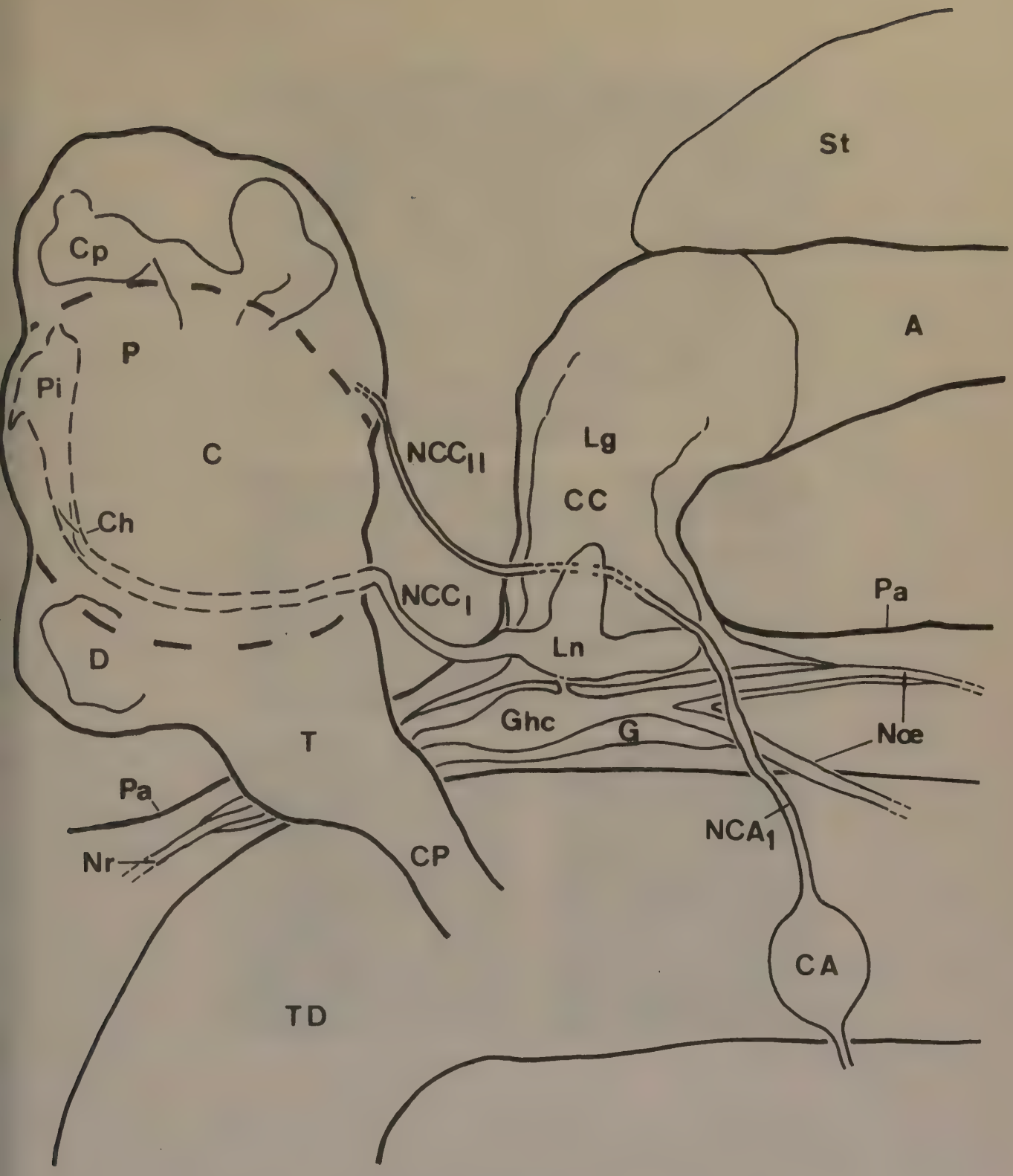


Fig.16 - Cerveau et glandes endocrines.

A	-	Aorte dorsale	LN	-	Lobe neurohémal
C	-	Cerveau	NCA 1	-	Nerf allatocardiaque
CA	-	Corpora allata	Ncc 1	-	Nerf cérébrocardiaque 1
CC	-	Corpora cardiaca	Ncc II	-	Nerf cérébrocardiaque 2
Ch	-	Chiasma	Noe	-	Nerfs Oesophagiens
Cp	-	Corps pédonculé	Nr	-	Nerf récurrent
CP	-	Connectifs perioesophagiens	P	-	Protocerebron
D	-	Deutocerebron	Pa	-	Paroi aortique
G	-	Enveloppe adipeuse	Pi	-	Pars intercerebralis
Ghc	-	Ganglion hypocérébral	St	-	Sac trachéen
Lg	-	Lobe glandulaire	T	-	Tritocerebron
			TD	-	Tube digestif

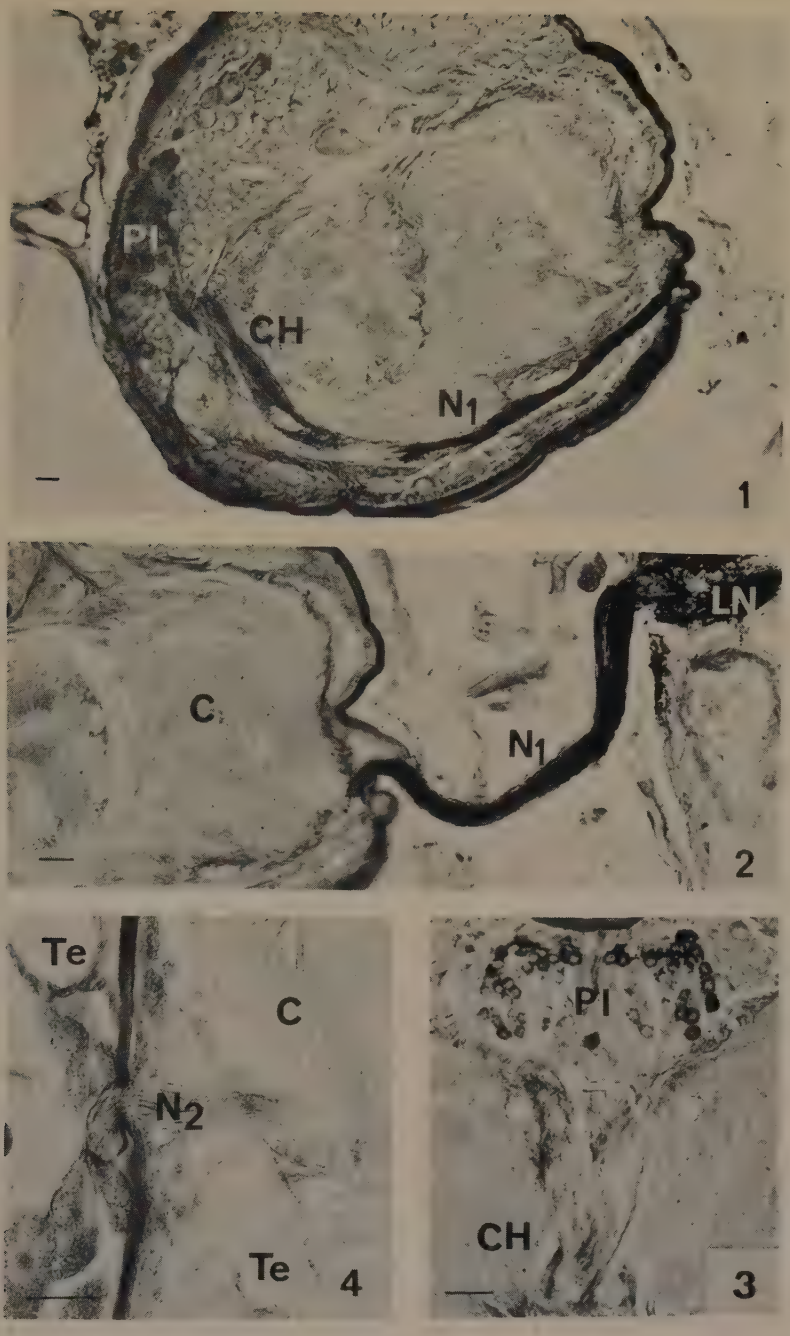
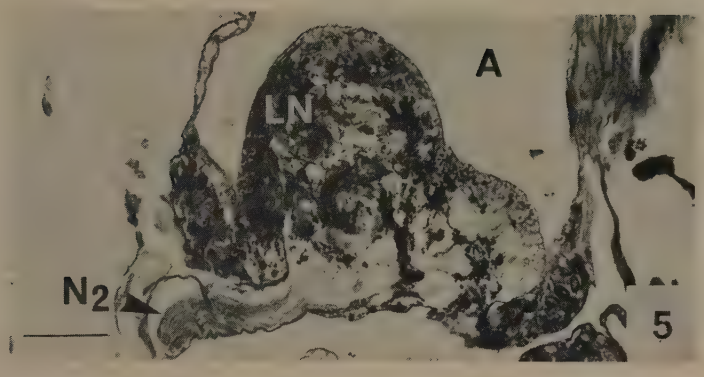
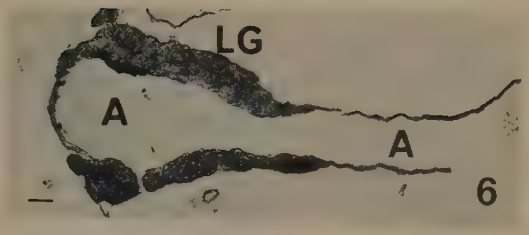
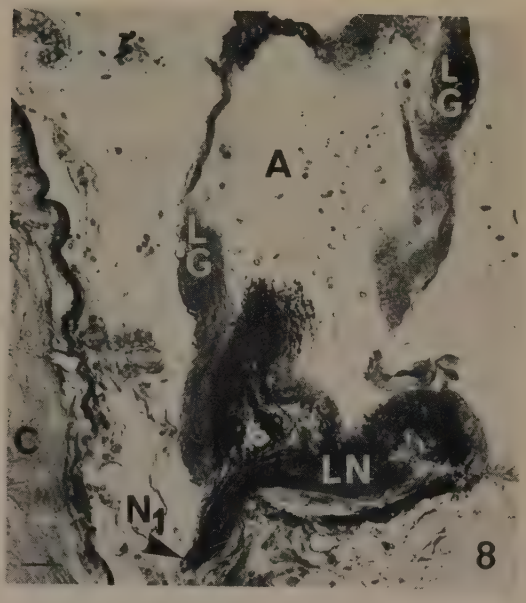


Fig 1 - 4. - Les coupes ont une épaisseur de 5 μ. Les tirets représentent 50 μ. Coupes verticales subsagittales du cerveau montrant le trajet des neurosécrétions entre les cellules médianes de la *Pars intercerebralis* et les *Corpora cardiaca* (figs 1 et 2). Coupe verticale transversale au niveau des cellules médianes de la *Pars intercerebralis* et du chiasma formé par des fibres qui en sont issues (fig 3). Coupe horizontale transversale du cerveau au niveau de la sortie d'un nerf cérébrocardiaque 2 (fig 4). C, Cerveau ; CH, Chiasma ; N_1, Nerf cérébrocardiaque 1 ; N_2, Nerf cérébrocardiaque 2 ; PI, Cellules médiane de la *Pars intercerebralis* ; Te, Trachée.







Figs 5 - 8. - Les coupes ont une épaisseur de 5μ. Les tirets représentent 50μ.
Coupes transversales horizontales : au niveau de l'arrivée d'un nerf cérébrocardiaque 2 dans les lobes neurohémaux (fig.5) ; au niveau de l'aorte dorsale et des lobes glandulaires (fig.6)

Coupes verticales subsagittales : au niveau d'une liaison nerveuse entre les *corpora cardiaca* et le ganglion hypocérébral (fig.7) ; au niveau de l'entrée d'un nerf cérébrocardiaque 1 dans les lobes neurohémaux (fig.8).

A, aorte ; C, cerveau ; Ghc, ganglion hypocérébral ; LG, lobe glandulaire ; LN, lobe neurohemal ; N_1, nerf cérébrocardiaque 1 ; N_2, nerf cérébrocardiaque 2 ; NC, nerf reliant les *corpora cardiaca* et le ganglion hypocérébral ; Nœ , nerf oesophagien se dédoublant ; Nr, amorce du nerf récurrent.

La deuxième paire de nerfs cérébrocardiaques ne possédant pas normalement de neurosécrétion optiquement visible ne peut être suivie que peu avant sa sortie du cerveau. Chaque nerf quitte celui-ci au niveau d'une grosse trachée dans la région sous corticale postérodorsale des lobes protocérébraux principaux. Ces nerfs descendent vers les *corpora cardiaca* et pénètrent chacun dans une des deux digitations latérodorsales.du lobe neurohémal (ln) à l'intérieur de la partie glandulaire* (lg).

Les *corpora cardiaca* sont formés de deux corps fusionnés qui constituent localement les parois de l'aorte dorsale (ad). On y distingue deux parties.

- La partie dorsale ou postérieure est dite aussi lobe glandulaire (lg). Les neurosécrétions n'y transitent pas ; elle n'y sont pas non plus stockées. Ce lobe a ses sécrétions propres.

- La partie ventrale ou antérieure appelée aussi lobe de stockage ou lobe neurohémal (ln). Cette partie est blanc nacré à cause de la neurosécrétion qui s'y accumule.

Les nerfs allato-cardiaques (ncA1) s'individualisent dans les *corpora cardiaca* au niveau même de l'arrivée dans ceux-ci des nerfs cérébrocardiaques 2 c'est-à-dire au sommet des deux digitations latérodorsales du lobe neurohémal dont ils sortent. Les nerfs allato-cardiaques 1 cheminent alors selon un court trajet dans les parois glandulaires latérales vers l'arrière et en descendant puis quittent les *corpora cardiaca* pour aller librement vers les *corpora allata*.

Les *corpora allata*, glandes ovoïdes légèrement rosées, se trouvent de part et d'autre de l'oesophage, un peu en arrière des *corpora cardiaca*. On trouve parfois de fins filets de matériel colorable dans les nca 1 et dans des cas particuliers dans les *corpora allata* eux-mêmes ce qui a déjà été signalé par HIGHNAM (1961a). Il ne semble pas qu'il en soit de même chez *Locusta* (GIRARDIE, 1967). Les *corpora allata* sont en relation avec le ganglion sous-oesophagien par une paire de nerfs, nca2 (STAAL, 1961 ; CHALAYE, 1966).

*Rappelons qu'une 3ème paire de nerfs (ncc 3) d'origine tritocérébrale a été mise en évidence chez plusieurs genres dont *Locusta* (RAABE, 1964) et que ces nerfs enverraient une fine ramification aux *corpora allata* avant d'atteindre les *corpora cardiaca*. Chez ce criquet (CLARKE et LANGLEY, 1963). Deux petits nerfs (ncc 4) relient le deutocérébron aux *corpora cardiaca* (BROUSSE GAURY, 1967).

Nous avons également expérimenté avec des glandes prothoraciques. Ces glandes dites aussi glandes "ventrales" ont été décrites avec précision chez *Locusta* par STRICH HALBWACHS (1959), JOLY (1967), JOLY et al. (1969 a) FAIN MAUREL et CASSIER (1968, 1969) et CASSIER et FAIN MAUREL (1970). Chez *Schistocerca*, elles se présentent sensiblement de la même façon que chez *Locusta*. Ce sont des glandes paires. Elles ont une forme rubannée, irrégulière et une couleur plus ou moins blanchâtre selon l'état de leur développement.

Elles sont localisées latéralement à la limite de la tête et du cou. Leur sommet est fixé à la capsule céphalique entre les muscles mandibulaires dépresseurs. Plus bas, elles passent entre les troncs trachéens longitudinaux médian et ventral en s'élargissant à la hauteur de ce dernier et en émettant une courte ramification vers l'avant. Enfin, ces glandes descendent à l'extérieur du tentorium et reviennent en arrière selon un court trajet.

La persistance de ces glandes a été étudiée par divers auteurs (CARLISLE et ELLIS, 1959, 1962 ; CASSIER et FAIN MAUREL, 1970).

B - ROLE DES GLANDES PROTHORACIQUES OU GLANDES VENTRALES .

Nos expériences menées à l'obscurité avec des animaux testés individuellement et isolément montrent que certains criquets élevés en groupe sont capables de vol soutenu tandis qu'aucun criquet élevé en isolement ne manifeste cette capacité.

Or, chez *Schistocerca*, les criquets élevés en isolement dans nos conditions de laboratoire ont des glandes prothoraciques bien développées et disparaissent tardivement ; elles peuvent persister chez des individus ayant pondu plusieurs fois.

Elles se dégradent au contraire précocément chez la plupart des individus groupés.

Il convient donc de savoir si ces particularités relèvent de la simple coïncidence ou si les glandes prothoraciques interviennent sur l'activité locomotrice de vol ; dans l'affirmative il faudra préciser l'importance de ce phénomène (note n° 9).

Nous réalisons des implantations avec une paire de grosses glandes blanches prélevées sur des criquets adultes isolés ou avec celles qui sont les plus développées chez les animaux groupés.

Les implants de glandes de criquets élevés en isolement diminuent très nettement et pendant plusieurs jours, l'activité de vol d'insectes mâles capables préalablement d'exprimer des vols soutenus. L'effet est progressif. Il est maximum six jours environ après l'implantation chez des criquets opérés à l'âge de vingt jours ; les témoins peuvent voler pendant neuf à dix heures en moyenne tandis que les opérés volent seulement pendant quatre heures. L'effet inhibiteur disparaît plus rapidement qu'il ne s'est instauré et l'activité de vol des animaux opérés est à nouveau comparable à celle des témoins dix jours après l'intervention (disparition de l'inhibition en quatre jours).

Les implants de glandes de criquets élevés en groupe ne modifient pas l'activité de vol des bons voiliers receveurs de ces glandes. Cependant, ceux des criquets qui n'exprimeraient normalement qu'une faible tendance à voler (vols intermittents de faible durée au total) manifestent après implantation une diminution de cette tendance déjà peu importante. L'effet inhibiteur disparaît en une douzaine de jours.

Nous concluons de ces expériences que les glandes prothoraciques ou "ventrales" tendent à inhiber l'activité de vol de *Schistocerca*. Nos résultats concordent avec ceux qu'ont obtenus CARLISLE et ELLIS (1963) au sujet de la marche de larves de *Locusta* après implantations de glandes ventrales.

Cependant, des animaux élevés en groupe peuvent ne jamais présenter de vol soutenu (catégorie G_3) alors que leurs glandes prothoraciques ont disparu depuis longtemps. La seule absence ou présence de ces glandes ne peut donc suffire à expliquer les différences dans l'activité de vol exprimées par nos criquets.

Nous avons, en conséquence, cherché à analyser l'influence possible du système rétrocérébral sur la dynamique du vol par des ablations ou des implantations de *corpora allata* ou de *corpora cardiaca*, complétées par des injections de mimétiques d'hormone juvénile.

C - ROLE DES *CORPORA ALLATA*.

1) ABLATION.

Des criquets allatectomisés, quelques jours après la mue imaginale (notes 10 et 11) peuvent comme les animaux intacts fournir de longs vols soutenus (environ 20 heures) ; les *corpora allata* ne jouent donc pas un rôle fondamental dans la régulation de l'activité de vol.

Cependant, l'ablation de ces glandes peut retarder la manifestation de l'activité de vol et diminuer quantitativement son expression. Si nous pouvons supposer que l'ablation des *corpora allata* ne modifie pas les répartitions relatives de nos criquets entre les catégories décrites plus haut, nous pouvons différencier l'effet de l'opération de la manière suivante : la diminution est négligeable chez les meilleurs voiliers mais le retard et la diminution se font d'autant plus sentir que la tendance à voler des criquets est moins importante. La durée de vol diminue de 14 % chez les bons voiliers et de 25 % chez les autres.

Il est possible que cette action des *corpora allata*, notamment le retard dans l'établissement du vol soit la conséquence de leur intervention au niveau de la disponibilité des réserves glucidiques indispensables à haute concentration, au début des vols (WEIS-FOGH, 1952, 1964a ; CANDY, 1970) et nécessaires à la préparation des muscles alaires à l'utilisation des lipides qui seuls permettent les vols soutenus (WEIS-FOGH, 1952 ; BEENAKKERS, 1965). En effet, à la suite d'une allatectomie, la concentration des glucides dans l'hémolymphe subit une chute (WALKER et BAILEY, 1971 b). Le corps gras s'étant accru après l'opération acquiert, entre autres, une capacité de lipogenèse telle que la majorité des produits de l'alimentation s'y stockent sous forme de lipides ; les glucides y restent stockées également en plus grande quantité que chez les témoins (ODHIAMBO, 1965, 1966b ; MINSK, 1967 ; WALKER et BAILEY,

1971). Cependant, peu à peu la concentration hémolymphatique des glucides s'accroît mais elle n'atteint pas sa valeur normale même après un moment correspondant à l'époque de la maturation sexuelle des témoins (WALKER et BAILEY, 1971 b ; LAFON-CAZAL et ROUSSEL, 1971).

Néanmoins, la non intervention des *corpora allata* sur l'utilisation des lipides (WALKER et BAILEY, 1971 a) et la réduction de la durée de vol soutenu chez certains criquets nous conduisent à envisager la possibilité d'autres formes d'action des *corpora allata*.

2) IMPLANTATION DE *CORPORA ALLATA* - INJECTION D'UN MIMETIQUE D'HORMONE JUVENILE.

Des expériences d'implantation de *corpora allata* ont pour résultat de favoriser l'expression d'un potentiel de vol acquis ou son acquisition si elle est déjà en cours et rendent les criquets (au moins les mauvais voiliers) plus sensibles à certains stimuli. L'injection d'un mimétique d'hormone juvénile a une action analogue mais plus rapide et plus nette.

Il est possible que les *corpora allata* expriment leur action au travers d'autres étages du système neuroendocrinien. On sait par exemple, que les *corpora allata* agissent sur la *Pars intercerebralis* (HIGHNAM et al., 1963 ; THOMSEN et LEA, 1968 ; LEA et THOMSEN, 1969) comme le font aussi des mimétiques d'hormone juvénile (NAYAR, 1962). Ils peuvent agir aussi sur les *corpora cardiaca* (MÜLLER et ENGELMAN, 1968).

Cependant, comme l'indiquent les expériences effectuées avec des criquets élevés en groupe ou en isolement, si les *corpora allata* avaient un rôle fondamental dans la régulation de l'activité de vol, les criquets allatectomisés ne voleraient pas et les mauvais voiliers seraient plus nombreux à voler après une implantation de glandes ou une injection de mimétique d'hormone juvénile.

On ne peut comparer directement les observations effectuées sur le vol de *Locusta* mâles allatectomisés par WAJC et PENER (1971) et les nôtres étant donné les différences de protocole. Ces auteurs observent une réduction

de 50 % de l'activité de vol des sujets opérés. Néanmoins, les criquets utilisés par ces auteurs n'ayant pas une grande tendance motrice (il était nécessaire d'employer en permanence une soufflerie pour les inciter à voler malgré la très courte durée de leurs tests : 30 minutes), nos résultats expliqueraient l'importante réduction de l'activité de vol enregistrée puisque, dans nos expériences ce sont les mauvais voiliers qui sont le plus atteints par l'allatectomie. Les réactions au souffle d'air de leur soufflerie pourraient aussi être mises en cause.

Nos expériences effectuées avec les mauvais voiliers seraient également à rapprocher des observations effectuées par d'autres chercheurs au laboratoire ou dans la nature. CASSIER (1965 c) remarque que les animaux ayant reçu des *corpora allata* ont une meilleure réactivité phototropique, WALOFF (1963) observe que les criquets mûrs réagissent davantage à des stimuli naturels tels que les sautes de vent. GAUTIER (1967) obtient davantage d'immobilisations réflexes en réponse à des excitations tactiles chez des larves de *Blabera* ayant reçu des glandes surnuméraires.

D - ROLE DES *CORPORA CARDIACA*.

1) ABLATION.

Nous avons effectué des recherches similaires sur les effets possibles des *corpora cardiaca* (note n° 12). Leur isolement par rapport au cerveau ou leur ablation interdit toute activité de vol soutenu, sauf en cas de régénérat convenable de la partie neurohémale, ce qui demande plusieurs semaines en général.

La partie neurohémale des *corpora cardiaca* est donc indispensable au vol ainsi que ses liaisons avec le cerveau mais cela ne suffit pas sinon tous les criquets intacts voleraient de façon soutenue ce qui n'est pas le cas.

Les *corpora cardiaca* interviennent à de nombreux niveaux car leur ablation modifie considérablement l'état physiologique général des criquets. Il en est ainsi, par exemple, du métabolisme du corps gras (KEELEY et FRIEDMAN,

1967 ; MÜLLER et ENGELMAN, 1968) et de ses activités de synthèse (BOWERS et FRIEDMAN, 1963 ; MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969 ; GOLDSWORTHY, 1970 ; CAZAL, 1971), fondamentales pour l'expression du vol puisque les glucides et les lipides qui sont alors utilisées (WEIS-FOGH, 1852 ; BEENAKKERS, 1965 ; MAYER et CANDY, 1969 a) proviennent pratiquement en totalité du corps gras. Par ailleurs, l'hormone adipokinétique permettant l'utilisation des lipides dépend de l'activité des *corpora cardiaca* (MAYER et CANDY, 1969 b). Sa libération est induite par le vol lui-même. D'autre part, la cardiaectomie diminue de 20 % la consommation d'oxygène (ROUSSEL, 1971). Or l'oxygénation des muscles alaires conditionne impérativement les possibilités de vol (KROGH et WEIS-FOGH, 1951 ; WEIS-FOGH; 1964 b, 1967).

Il est donc difficile de séparer les effets directs possibles de l'ablation des *corpora cardiaca* sur le système nerveux par exemple, des effets secondaires que cause cette disparition. En outre, l'absence de développement des *corpora allata* surajoute ses effets à ceux de l'opération. Soulignons d'ailleurs que dans le cas de régénération de la partie neurohémale, l'allatectomie ne provoque qu'un retard dans l'apparition de l'activité de vol.

Il est nécessaire de compléter ces expériences par des implantations ou des injections d'homogénats de ces glandes.

2) IMPLANTATION DE *CORPORA CARDIACA*.

Les *corpora cardiaca* ont un effet positif sur la quantité de vol exprimée*, mais on peut se demander quel en est le mécanisme (note n° 13). Il est certain que des extraits de *corpora cardiaca* augmentent le métabolisme du corps gras (HILL, 1965 ; MÜLLER et ENGELMAN, 1968 ; CAZAL, 1971 ; OSBORNE et al., 1968) et la tréhalosémie (GOLDSWORTHY, 1969 ; MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969). Les effets sur la glycémie sont variables. Par ailleurs, l'hormone

*Cette action ne se réalise pas par l'intermédiaire des *corpora allata* comme l'indiquent les expériences effectuées avec des criquets allatectomisés.

adipokinétique ne peut pas être mise en cause puisque sa libération étant induite par le vol lui-même, elle n'intervient probablement pas dans la conduite des vols de durée limitée qui ne requièrent que des glucides.

En fait, un apport limité de *corpora cardiaca* de bons voiliers* peut engendrer le vol soutenu tandis qu'un même apport de mauvais voiliers est inefficace. Ces organes peuvent donc recéler un agent dont l'effet est d'augmenter la quantité de vol exprimée par le criquet.

Ces résultats concordent avec certaines approches faites au sujet de la marche de *Periplaneta americana* ou de larves de *Locusta migratoria* avec des implantations de *corpora cardiaca* (OZBAS et HOGSON, 1958 ; HASKELL et al., 1965).

Nous précisons que chez *Schistocerca*, le facteur agissant peut être seulement contenu dans les lobes neurohémaux et non dans les lobes glandulaires ; il doit certainement être présent en quantité suffisante chez les bons voiliers mais ne régit pas à lui seul l'activité de vol puisque tous les criquets traités par implantation de *corpora cardiaca* ne volent pas et que les criquets élevés en isolement ne réagissent pratiquement pas à cette implantation.

L'effet quantitatif de ce facteur se manifeste de la manière suivante : l'implantation d'une paire de *corpora cardiaca*, quelle que soit sa provenance, n'agit pas sur de bons voiliers ; d'autre part, deux paires de *corpora cardiaca* de bons voiliers incitent davantage de mauvais voiliers à voler qu'une seule paire. Remarquons que quatre paires de bons ou de mauvais voiliers diminuent momentanément la quantité de vol des bons voiliers.

Ainsi, le rôle des lobes neurohémaux est partiellement précisé, mais on ne connaît pas encore l'origine de l'efficacité de leur contenu. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées :

*A condition que ces voiliers n'aient pas volé trop longtemps juste avant ou que leurs *corpora cardiaca* n'aient pas été déconnectés du cerveau 15 jours auparavant.

- ils reçoivent normalement des substances déjà actives, mais lors de l'isolement expérimental des *corpora cardiaca*, ces substances ne sont pas libérées suffisamment rapidement par le cerveau ainsi que cela se rencontre par exemple dans les cas de mélanisation étudiés chez *Locusta* (GIRARDIE et CAZAL, 1965 ; CAZAL, 1971),

- ils reçoivent des substances non actives qui acquièrent leur caractère fonctionnel dans les lobes neurohémaux ainsi que cela s'observe pour une part de la régulation de la tréhalosémie et de la glycémie (MORDUE et GOLDSWORTHY, 1969 ; CAZAL, 1971).

Il est donc nécessaire d'étudier le rôle possible du cerveau.

E - ROLE DE LA *PARS INTERCEREBRALIS*.

Nos expériences précédentes ont montré que lors d'une cardiacectomie ou de l'isolation des *corpora cardiaca* aucune sécrétion du cerveau n'est capable d'accroître directement l'activité de vol. Cela pouvant tenir à l'absence d'une possibilité de libération massive Nous avons donc, en complément (note n° 14),effectué des implantations de cerveaux entiers ou de *Pars intercerebralis* prélevées sur de bons ou de mauvais voiliers. Ces implantations se sont révélées inefficaces. D'autre part, l'ablation ou la destruction, de la *Pars intercerebralis* supprime toute activité de vol soutenu. La présence de cette partie du cerveau est donc nécessaire pour que l'activité de vol ait lieu et le facteur qu'elle libère est inerte en arrivant dans les *corpora cardiaca*. L'activation se fait dans les lobes neurohémaux.

Chez *Drosophila*, l'activité de marche semble coïncider avec la libération de neurosécrétion à partir de la *Pars* et des *corpora cardiaca* et peut être avec la libération d'hormone juvénile (RENSING, 1964, 1967). Cependant, l'implication avec d'autres phénomènes circadiens ne permet pas une analyse claire.

Nos résultats paraissent s'opposer aux observations effectuées par des auteurs qui ont étudié l'activité de marche chez quelques autres insectes La *Pars intercerebralis* d'*acheta* semble sécréter une substance inhibitrice de

ce type de locomotion puisque CYMBOROWSKI (1970) ainsi que DUTKOWSKI et al., (1971) montrent que cette partie du cerveau cesse de libérer du matériel neurosécrétoire quand débute l'activité de marche. D'autre part, NISHIITSUTSUJI - UWO et al. (1967) et NISHIITSUTSUJI - UWO et PITTENDRIGH (1968) avec *Periplaneta* et *Leucophaea* ainsi que CYMBOROWSKI (1970) avec *Acheta* montrent que la cautérisation de la *Pars intercerebralis* est suivie d'un taux de marche supérieur à la normale. Ces contradictions relèvent peut-être seulement d'une différence tenant aux diverses modalités de mise en jeu des programmes locomoteurs de l'insecte. Cependant on ne peut écarter l'hypothèse de réactions physiologiques spécifiquement différentes chez ces animaux.

Nous représentons sous forme de schéma les principaux résultats que nous avons obtenus en ce qui concerne l'action de la *Pars intercerebralis* des *corpora cardiaca*, des *corpora allata* et des glandes prothoraciques sur l'activité de vol de *Schistocerca gregaria*.

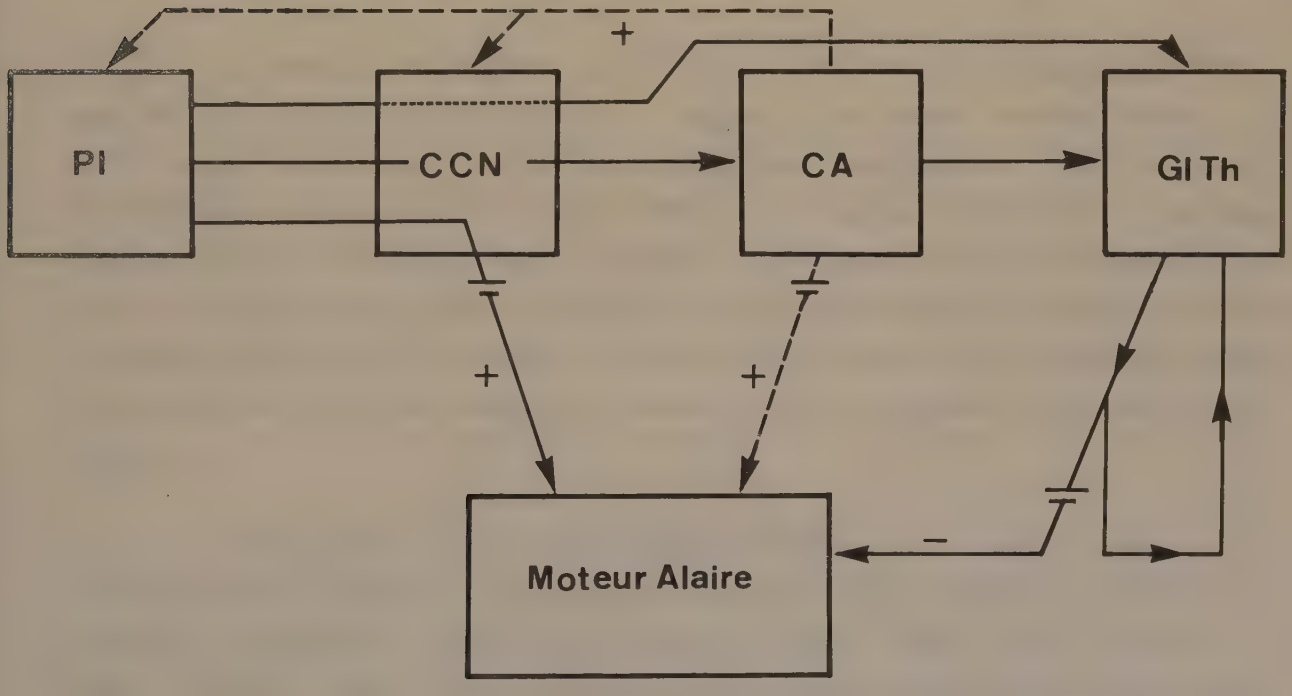


Fig. 16 - P.I. Pars intercerebralis
C.C.N Lobes neurohémaux
C.A. Corpora allata
Gl.Th. Glandes prothoraciques

—— trajet obligatoire
····· trajet facultatif mais habituel
--- Voie d'action possible

DISCUSSION - CONCLUSION

L'exposé de nos recherches a permis de mettre en évidence au laboratoire et vis à vis de la tendance à voler de *Schistocerca*, l'existence de différentes catégories parmi les individus d'un même groupe d'insectes : les uns sont aptes à voler précocement pendant des heures, d'autres n'expriment que des vols intermittents ; d'autres enfin présentent des aptitudes intermédiaires.

Une telle hétérogénéité s'observe dans la nature et caractérise des populations dont l'état phasaire est instable (populations *transiens*). Elles comprennent tous les termes de la série (ALBRECHT, 1962, 1967). Leur étude est rendue fort difficile par la rapidité et l'ampleur des variations qu'elles manifestent ; mais cette étude est remplie d'intérêt pour un biologiste car c'est l'hétérogénéité même des populations naturelles de *Schistocerca* qui leur permet de s'adapter à toutes les circonstances.

On peut être surpris de retrouver des caractères *transiens* chez des criquets élevés au laboratoire en cages où la densité apparente est certainement supérieure à celle des populations naturelles. C'est ici qu'il est nécessaire de se pénétrer de l'idée que le facteur densitaire n'est pas seul en cause en ce qui concerne l'effet du groupement sur la tendance à voler ; à densité égale, chaque individu est certainement davantage stimulé par un groupe (essaim) de plusieurs millions voire plusieurs milliards de congénères que par un groupe (cages de laboratoire) de quelques centaines d'insectes.

La quantité de stimuli visuels (CHAUVIN, 1947 ; ELLIS, 1953 a) , tactiles (ELLIS, 1963a), vibratoires (CHAUVIN, 1941 ; HASKELL, 1957) et chimiques (VOLKONSKY, 1942 ; ELLIS, 1959 c, 1962 ; NORRIS, 1963 ; NOLTE, 1964 ; GILLETT, 1968 ; NOLTE et al., 1970) se trouve sans aucun doute très grandement accrue dans le premier cas. Ces facteurs jouent un rôle, même pendant la nuit, dans les groupes "entassés" (SINGH et BHATIA, 1952 ; ASHALL et ELLIS, 1962).

Par ailleurs, dans la nature, des stimuli abiotiques nombreux s'ajoutent aux effets de la densité et du nombre : vent, sautes de vent, variations multiples de la température et de l'éclairement (nuages), mouvements et bruissements de la végétation (KENNEDY, 1939 ; VOLKONSKY, 1939 ; GUNN et al., 1948 ; WALOFF et RAINEY, 1951). Ces stimuli contribuent, si la température le permet, à provoquer des envols individuels, puis des envols de groupe dont l'importance dépend de l'état interne et particulièrement de l'état phasaire des animaux.

Or ces stimuli abiotiques, partiellement à l'origine des envols, n'existent en aucune façon dans les cages qui constituent un environnement figé et dépouillé. De plus, même après un envol, l'activité de vol ne peut s'exprimer dans les cages car les parois s'y opposent. Un conditionnement négatif pourraît même ne pas tarder à s'établir. La tendance à voler ne peut absolument pas se développer en "boule de neige" comme dans la nature.

Ces diverses raisons expliquent, pensons nous, le type *transiens* des populations de nos élevages groupés.

L'étude au laboratoire permet cependant de préciser l'influence d'un certain nombre de facteurs sur l'ensemble des capacités des criquets.

Sans doute en s'adressant à des criquets totalement "solitarisés" devrait-on parvenir à connaître l'effet réel des stimuli abiotiques sur le vol mais seule l'expérience de laboratoire semble possible en ce domaine puisque, dans la nature, les criquets solitaires étudiés sont, en réalité, dans la quasi totalité des cas, inclus dans des populations dispersées.

Les facteurs externes étant, dans nos conditions d'élevage, en isolement analogues à ceux auxquels sont soumis les animaux groupés, nous avons montré l'importante réduction de la tendance locomotrice qui accompagne la "solitarisation" des criquets dont nous rappelons qu'une génération d'isolement ou deux générations de groupement suffisent à modifier les comportements vers les types extrêmes. Dans une certaine mesure, ceci n'est pas étonnant car chez de nombreux insectes le groupement a souvent été considéré comme une cause importante de l'augmentation de la tendance locomotrice. FAURE (1943) signale l'existence chez deux noctuelles Sud-Africains *Laphygma exigua* et *Laphygma exempta* d'une phase grégaire plus mobile que la phase solitaire.

Par ailleurs, LEES(1967) souligne que chez certains Aphides, des stimulations artificielles (les stimulations visuelles ou olfactives et les phéromones sont inefficaces) ou 24 heures de groupement peuvent suffire à induire une génération fille de migrateurs.

Suivant les espèces, la tendance migratoire s'incorpore plus ou moins complètement dans divers systèmes de comportement en même temps que le groupement modifie plus ou moins la morphologie et la physiologie. Les criquets deviennent tous ailés en leur état adulte alors que seules certaines générations d'aphides acquièrent la potentialité de vol. Celle-ci peut être la conséquence de groupements préliminaires (SLINGERLAND, 1893 ; REINHARD, 1927 ; BONNEMAISON, 1951 ; JOHNSON, 1965 ; LEES, 1967 ; sur *Brevycorine brassicae, Myrus persicae, Aphis craccivora* et *Megoura viciae*). Intervenant grâce essentiellement à des stimuli mécaniques (non obligatoirement spécifiques) le groupement agit par sa durée : 1 à 4 ou 5 jours suffisent chez des Aphides ; un temps plus long est nécessaire aux criquets.

Ces phénomènes sont complexes. S'il est démontré que quelques semaines sont nécessaires à l'expression d'un vol soutenu assez conséquent par des criquets groupés lors de la mue imaginale, le groupement dès l'éclosion est bien plus efficace ; quelques heures suffisent pour que les larves se rassemblent et que débute le processus de grégarisation (ELLIS, 1953, 1956, 1959, 1962). Les formes aptères d'Aphides subissent le phénomène de groupement sans réaliser la moindre migration. Sans doute ne faut-il pas s'étonner de ces différences spécifiques mais il était tentant de "rapprocher" les criquets et les pucerons, seuls cas assez bien analysés de comportement migratoire lié à un effet de groupement.

Tout ceci nous incite à rappeler que la réaction des criquets au facteur densitaire nous a permis de montrer à quel point les réponses dépendent de l'ensemble de la physiologie de l'individu. Les observateurs de terrain n'ont apparemment pas remarqué de différences dans l'activité de vol entre les deux sexes chez les criquets de populations dispersées. Cependant, nos femelles élevées en isolement volent légèrement plus que les mâles de même âge et cette différence se confirme au cours des générations successives. Les femelles sont également plus nombreuses que les mâles à voler. Parmi les

animaux groupés, ceux du type G_3 (mauvais voiliers), peu sensibles à l'action du groupement en ce qui concerne le vol, présentent des différences analogues entre les mâles et les femelles. Par contre, les capacités des deux sexes tendent à l'égalisation des performances tout au moins chez les insectes qui répondent le mieux au groupement du point de vue tendance à voler. Ceci semble particulièrement important à l'époque des migrations. La présence simultanée des deux sexes sur les lieux de ponte assure la reproduction.

Le fait que les femelles de nos élevages aient tendance à voler davantage et plus tôt que les mâles se rapproche de ce que les femelles de *Locustana* observées la nuit (BOTHA et JANSEN, 1969) ou le jour (PETTY et JANSEN, 1970) sont plus nombreuses à voler ou à répondre par l'envol aux perturbations créées par les observateurs. Ceci rejoint nombre de descriptions faites sur les autres insectes car, à quelques exceptions près, les femelles migrent toujours ; il n'en n'est pas de même pour les mâles. L'analyse de nos résultats montre que l'activité de vol de chacun des sexes n'est pas également répartie dans la vie : chez les mâles élevés en isolement ou bien en groupe, mais mauvais voiliers, elle s'exprime davantage peu après que les femelles aient atteint leur activité maximum (avant la première ponte). Chez les femelles, la tendance à voler varie ensuite en fonction de l'ovogenèse.

Nous sommes ainsi conduits à l'analyse des systèmes neuroendocriniens dont dépendent à la fois les capacités reproductrices et les autres caractères physiologiques de l'insecte.

On sait que les *corpora allata* jouent par l'intermédiaire de l'hormone juvénile un rôle fondamental dans l'apparition des organes alaires lors de la mue imaginale chez les insectes.

De nombreux auteurs l'ont prouvé (JOLY, 1958, 1960 ; JOLY, 1958 ; GIRARDIE, 1961 ; WIGGLESWORTH, 1961, 1963 ; LEES, 1966, 1967 ; JOHNSON, 1967 ; LEFEUVRE, 1969). Cependant, si la présence d'ailes constitue une condition nécessaire à la migration en vol, la tendance migratoire dépend-elle également du niveau d'activité des glandes endocrines ?

Nous avons pu observer des corrélations entre la cessation du vol de *Schistocerca* et la vacuité du système neurosécrétoire (MICHEL, 1972 c) ; nous avons pu supprimer le vol par destruction de la *Pars intercerebralis* ou l'ablation des *corpora cardiaca*. Tout ceci montre que les substances sécrétées par ce système sont nécessaires à l'expression du vol.

Mais le plus souvent, *Schistocerca* cesse de voler alors que le matériel neurosécrétoire est encore abondant. Par ailleurs, des implantations de cerveau ou de *Pars intercerebralis* prélevées sur de bons voiliers étant sans effet sur l'activité de vol, alors que des implantations de lobes neurohémaux de *corpora cardiaca* permettent le vol de mauvais voiliers, nous pensons que c'est au niveau de ces derniers que les substances sont activées.

Malgré les difficultés rencontrées à opérer des transpositions simples entre les expériences *in vitro* et les expériences *in vivo* on ne peut s'empêcher de rapprocher ces résultats de ceux obtenus par OZBAS et HODGSON (1958).

Ces auteurs ont remarqué que des extraits de *Pars intercerebralis* sont sans effet sur des préparations de chaîne nerveuse de *Periplaneta*. Ces auteurs ont obtenu une augmentation de l'activité de cette chaîne avec des extraits de *corpora cardiaca* en faible quantité. MILBURN et al. (1960) avec *PERIPLANETA* et HASKELL et al. (1965) avec des larves de *LOCUSTA* et de *SCHISTOCERCA* ont montré que l'activité nerveuse des nerfs moteurs des pattes métathoraciques s'accroît dans les mêmes conditions. Mais une grosse quantité d'extrait inhibe leur activité et les détériore (OZBAS et HODGSON, 1958 ; MILBURN et al., 1960).

Au contraire de ce qui se passe pour le système *pars intercerebralis - corpora cardiaca*, les *corpora allata* n'interviennent pas fondamentalement dans l'expression du vol. L'ablation de ces glandes retarde et diminue l'activité de vol surtout chez les mauvais voiliers. L'addition de *corpora allata* surnuméraires ou l'utilisation de mimétique d'hormone juvénile favorise l'expression de la tendance à voler ou son acquisition si elle est en cours. Ces actions pourraient s'effectuer par une voie indirecte impliquant la *Pars*, les

corpora cardiaca comme NAYAR (1962), HIGHNAM et al. (1963), THOMSEN et LEA (1968), MÜLLER et ENGELMAN (1968) ainsi que LEA et THOMSEN (1969) l'ont montré pour diverses réactions physiologiques chez un criquet ou d'autres insectes.

Remarquons que des extraits de *corpora allata* ne modifient pas l'activité d'une chaîne nerveuse de *Periplaneta, in vitro* (OZBAS et HODGSON 1958).

D'autres expériences ont établi que des *corpora allata* surnuméraires accroissent les réponses à certains stimuli, ce qui est à rapprocher d'observations de terrain dans les populations dispersées chez des insectes sexuellement mûrs vis à vis de stimuli naturels (WALOFF, 1963). Cet effet est, sans doute remplacé ou masqué (selon l'âge des insectes) dans les essaims par les interstimuli qui ont une toute autre dimension que celle de nos élevages.

De tels effets vis à vis de stimuli divers sont retrouvés chez *Locusta* par CASSIER (1965) et chez *Blabera* par GAUTIER (1967).

L'activité des glandes prothoraciques intervient aussi sur la tendance au vol des criquets élevés en isolement et chez quelques uns qui sont élevés en groupe. Ces glandes tendent à la diminuer. Des expériences d'implantation chez de bons voiliers le prouvent, Mais nous avons vu que leur absence ne suffit pas à permettre l'activité de vol.

Rappelons à ce sujet que l'irrigation du système nerveux central d'un adulte mûr avec de l'hémolymphe riche en ecdysone augmente son activité mais déprime celle de certains neurones moteurs des pattes (HASKELL et MOORHOUSE, 1963).

Il est utile de rappeler que ces actions complexes apparaissent susceptibles d'accumulation mais aussi parfois de réduction de leurs effets. Ceci complique le problème mais comme il n'existe à notre connaissance aucune autre recherche réalisée sur le rôle des divers étages du système neuroendocrine vis à vis du développement d'une tendance à voler des insectes, nous nous bornerons à évoquer les travaux de quelques auteurs sur l'activité de marche de quelques uns d'entre eux.

ODHIAMBO (1965, 1966 a) observe une diminution importante de l'activité de *Schistocerca* mâles allatectomisés et un retour à la normale après implantation de *corpora allata*. Mais STRONG (1968 a) n'observe aucune différence entre les *Locusta* mâles allatectomisés et les témoins. Nous avons déjà discuté ces expériences et nous avons conclu que, sans doute, ODHIAMBO avait pour une bonne part supprimé puis restauré la quête sexuelle chez ses animaux opérés. C'est aussi, probablement du moins, l'une des raisons pour lesquelles NORRIS (1962) observe une augmentation de l'activité des mâles lorsqu'ils mûrissent.

RENSING (1964, 1967) observe chez *Drosophila* une concomitance entre l'activité excrétoire de la *Pars intercerebralis* et l'activité locomotrice tandis que CYMBOROVSKI (1970) et DUTKOWSKI et al. (1971) notent l'inverse chez *Acheta*. NISHITSUTSUJI - UWO et al. (1967) et NISHITSUTSUJI - UWO et PITTENDRIGH (1968) avec *Periplaneta* et *Leucophaea* ainsi que CYMBOROVSKI (1970) avec *Acheta* montrent que sa cautérisation provoque un taux de marche supérieure à la normale.

Il est donc difficile de conclure . Les seules observations qui n'ont pas encore été contredites sont celles effectuées avec des implantations de *corpora cardiaca* sur *Periplaneta* ou des larves de *Locusta* respectivement, par OZBAS et HODGSON (1958) ainsi que HASKELL et al. (1965). Un apport limite augmente l'activité de marche, une dose trop forte la réduit. Nos résultats sont en accord avec ces recherches ainsi qu'avec celles effectuées par CARLISTE et ELLIS (1963) avec des implantations de glandes prothoraciques sur l'activité de marche.

Nul doute donc que le fonctionnement du "moteur alaire" de WILSON ne dépende, entre autres, d'un contrôle endocrinien, Nous avons rappelé plus haut que ce contrôle s'exerce sur la réalisation des organes alaires. STEGWEE et al. (1963) et STEGWEE (1964) montrent que les *corpora allata* jouent un rôle décisif dans la construction des muscles alaires de *Leptinotarsa decemlineata*. puisque des implantations de ces glandes chez des individus en diapause restaurent en cinq jours les muscles alaires auparavant réduits à quelques fibres.

Mais des implantations de complexes *corpora cardiaca - corpora allata* rétablissent également leurs capacités respiratoires et les possibilités d'utilisation des réserves énergétiques. Il nous faut à présent invoquer le rôle de la physiologie endocrine sur l'élaboration et l'utilisation des réserves.

Le fonctionnement du corps gras, principal organe de stockage et de synthèse des métabolites utilisés lors du vol (glucides et lipides), dépend étroitement du contrôle neurohumoral. Les recherches de MAYER et CANDY (1969 b) laissent de plus à penser que les lipides ne peuvent être utilisés lors du vol en l'absence d'hormone adipokinétique.

Nous avons, pour notre part, suggéré qu'une des causes du retard dans l'établissement du vol après ablation des *corpora allata* peut se trouver dans la réduction de concentration des glucides dans l'hémolymphe (cette concentration doit être très élevée pour être efficace). Le retard causé dans l'apparition du vol soutenu chez les criquets cardiacectomisés peut être dû à la fois au dysfonctionnement du corps gras et à celui du système régissant, au moins partiellement, l'activité de vol.

Si les problèmes du métabolisme des réserves sont ainsi évoqués, l'animal intégrant en permanence ses fonctions, il est logique de revenir ici sur les interférences entre l'utilisation des réserves énergétiques, la physiologie sexuelle et la migration.

En ce qui concerne les acridiens, les observations de terrain sont souvent contradictoires au sujet de l'activité de vol des essaims en période de reproduction. Les auteurs selon lesquels les femelles peuvent alors migrer sont aussi nombreux que ceux qui sont convaincus de l'inverse. La raison invoquée est, le plus souvent, la concurrence entre les besoins glucidiques et lipidiques de la vitellogenèse et ceux du vol. Nous montrons dans nos expériences que les femelles *Schistocerca* peuvent parfaitement migrer au cours des cycles d'ovogenèse notamment quand les ovocytes atteignent 5 à 6 mm de longueur (moment où l'activité des cellules A de la *Pars* est la plus grande (HIGHMAN, 1966, 1971). La faible tendance à voler au début et à la fin de chaque cycle ne dépend pas, dans nos conditions de laboratoire, de la quantité de réserves disponibles mais bien plutôt du système neuroendocrinien. Elles dépendent aussi de l'âge et des performances antérieurement fournies.

L'effet du vol sur l'ovogenèse est très peu connu chez les insectes, cependant divers auteurs (HIGHNAM et HASKELL, 1964 ; HUANG GUAN HEI, 1964) forçant à voler des ♀ de *Locusta* ou de *Schistocerca* ont montré que la maturation sexuelle est alors avancée et que les cycles de pontes sont raccourcis. Ayant remarqué que les *corpora cardiaca* se vident progressivement, HIGHNAM et HASKELL (1964) en ont déduit que ce matériel neurosécrétoire active les *corpora allata* ce qui provoque les effets précités. Nous confirmons ces observations : les animaux qui volent mûrissent plus rapidement que leurs homologues de l'élevage et cela d'autant plus que leur activité de vol est grande.

Nous avons pu également approcher l'influence réciproque de l'activité de vol et de l'activité sexuelle chez le mâle. Une très forte tendance à voler inhibe momentanément au moins l'accouplement ; inversement, des couples que l'on sépare ne volent guère, surtout les mâles.

Il arrive aussi parfois que des animaux ne volant guère et ne s'accouplant pas recherchent aussitôt une ♀ après avoir fourni enfin un long vol.

Ces diverses expériences présentées ici nous amènent à l'idée fondamentale selon laquelle le vol est un élément physiologique de régulation des comportements reproducteurs commandé par les réactions écoéthologiques de l'animal qui dépendent en rétroaction de la maturité sexuelle des individus.

Nous achèverons cette discussion par quelques considérations écoéthologiques.

Dans la nature, de nombreux observateurs ont remarqué que les changements saisonniers sont souvent suivis de migrations. Ainsi de grands migrateurs tels *Pieris brassicae* et *Danaus plexippus* ne quittent guère leur habitat avant d'avoir subi une température supérieure à celle qui convient le mieux pour leur vol.

Divers observateurs remarquent certaines coïncidences entre le départ d'acridiens tels *Aiolopus thalassinus, Schistocerca gregaria, Locusta migratoria* et la sécheresse des plantes (ZOLOTAREVSKY, 1933 ; RUNGS, 1938 ; RAO,

1936 b, 1942 ; VOLKONSKY, 1942 ; DAVEY, 1959 ; KENNEDY, 1951). Il en est de même chez bien d'autres insectes. Citons le charançon *Hyperica postica* (PROKOPY et GYRISCO, 1965).

Soulignons que chez les acridiens, l'état sénèscent des plantes inhibe la maturation sexuelle (ELLIS et al., 1965) au contraire des jeunes pousses (CARLISLE et al., 1965) et par là influe sur l'activité de vol.

La photopériode peut également intervenir. Rappelons à ce sujet les travaux effectués par de nombreux auteurs sur son influence sur la physiologie de divers acridiens (CASSIER, 1966 ; ALBRECHT, 1967 ; DARJO, 1969). Les jours longs retardent la maturation sexuelle de *Schistocerca* (NORRIS, 1952 ; PAPILLON, 1967 ; VERDIER, 1969) comme nous l'avons remarqué nous-mêmes. Ce retard augmente dans la nature la durée pendant laquelle peuvent avoir lieu les migrations qui amènent les insectes sur les lieux de reproduction.

L'action de la lumière sur l'activité de vol des insectes s'exprime au cours du rythme circadien. Les insectes peuvent voler en jour, en nuit ou bien au crépuscule. Les cas sont très variés même à l'intérieur d'une famille : les *melolonthidae* par exemple (COUTURIER et ROBERT, 1967).

Mais *Schistocerca* a une activité de vol tantôt diurne, tantôt nocturne tantôt crépusculaire. La lumière inhibe fondamentalement son activité de vol mais si sa tendance à voler est suffisante, il volera le jour et s'arrêtera à l'approche de la nuit, les conditions externes devenant défavorables à la poursuite du vol (voir en chapitre traitant de ce sujet). Ce principe que nous invoquons pour expliquer le vol des essaims au cours de la journée n'est pas réservé à certains acridiens. Ainsi, *Ascia monuste* (Lépidoptère) s'arrête de migrer la nuit, en général, mais en population très importante, il continue (HAYWARD, 1953 ; NIELSEN, 1961). Un autre papillon *Aleyrodes brassicae* vole seulement le jour mais continue lui aussi pendant la nuit si les mêmes conditions sont réunies (EL.KHIDIR, 1963 ; LEWIS et TAYLOR, 1964). Le groupement, dans les divers cas cités, élève le seuil de réponse aux stimuli inhibiteurs habituels.

Certains acridiens migrateurs tels *Schistocerca* représentent sans doute un cas extrême puisque la distribution circadienne de son activité de vol dépend essentiellement de sa tendance locomotrice.

D'autre part, la pénurie de nourriture a, elle aussi, souvent été tenue pour responsable du départ de nombreux insectes. Dès 1899, TUTT invoque une insuffisance de nourriture pour expliquer la migration des papillons. Il a été suivi par FLETCHER (1925, 1929) pour les Lépidoptères et par bien d'autres auteurs pour d'autres ordres d'insectes depuis.

En fait, il doit rester présent à l'esprit de ceux qui cherchent à expliquer le comportement migratoire qu'une liaison trop simple avec le milieu ou avec les seuls éléments nutritionnels de ce milieu ne peut prendre valeur générale. Si, comme nous l'avons vu, les causalités n'étaient pas profondément enchaînées, on ne pourrait s'expliquer pourquoi certains insectes migrateurs commencent à se déplacer avant l'intervention d'un changement et alors que les conditions sont encore apparemment favorables. Il en est ainsi par exemple chez *Danaus plexippus* (URQUARHT, 1960), *Ascia monuste* (NIELSEN, 1961), de petits orthoptères, *Circulifer tenellus* (SEVERIN, 1919, 1923 ; LAWSON et al., 1951) comme chez des acridiens grands migrateurs.

Beaucoup d'auteurs ont d'ailleurs souligné le fait fondamental de l'action des facteurs écologiques au travers des générations successives des insectes à tel point que l'effet de tels facteurs sur l'activité de vol, peut n'apparaître que dans la descendance de ceux qui les ont subis. Ainsi, des aphides aptères, même isolés, engendrent des générations, en majorité ailées, s'ils sont soumis à une photopériode ou à une température convenable ; l'état des plantes (en germination ou sénescentes) peut, chez certaines espèces, aboutir au même résultat (SCHAEFER, 1938 ; NODA, 1956 ; JOHNSON, 1965).

Le type de polymorphisme écologique que l'on rencontre, entre autres, chez des aphides et des acridiens assure aux animaux une souplesse et une rapidité d'adaptation inégalables. Il préluda probablement dans l'évolution à l'établissement des caractères de plasticité propres aux insectes sociaux.

PERSPECTIVES D'AVENIR

Les résultats que nous présentons ici concernant le contrôle neurohumoral de la tendance à voler ne constitue qu'une première approche. Les recherches doivent être poursuivies. Des destructions électives de catégories de cellules dans la *Pars intercerebralis* permettraient peut-être de préciser le rôle des unes et des autres dans la régulation de la tendance à voler. Il faudrait également tenter d'isoler les substances actives au niveau des *corpora cardiaca*. Le dosage de certaines hormones dans l'hémolymphe chez les animaux présentant diverses tendances à voler est à envisager.

Dans un autre domaine, le dosage des ions, notamment celui des ions Na^+, K^+ et Ca^{++}, au niveau de l'hémolymphe en fonction de la tendance à voler pourrait apporter de fructueuses informations. Leurs variations éventuelles seraient à étudier en fonction d'interventions au niveau du système neurosécrétoire, des *corpora allata* et des glandes prothoraciques.

Ces recherches peuvent être continuées sur un acridien mais nous envisageons aussi de les développer parallèlement avec d'autres insectes. Nos manèges individuels sont susceptibles d'une adaptation à de nombreuses recherches sur les comportements impliquant le vol comme élément de locomotion.

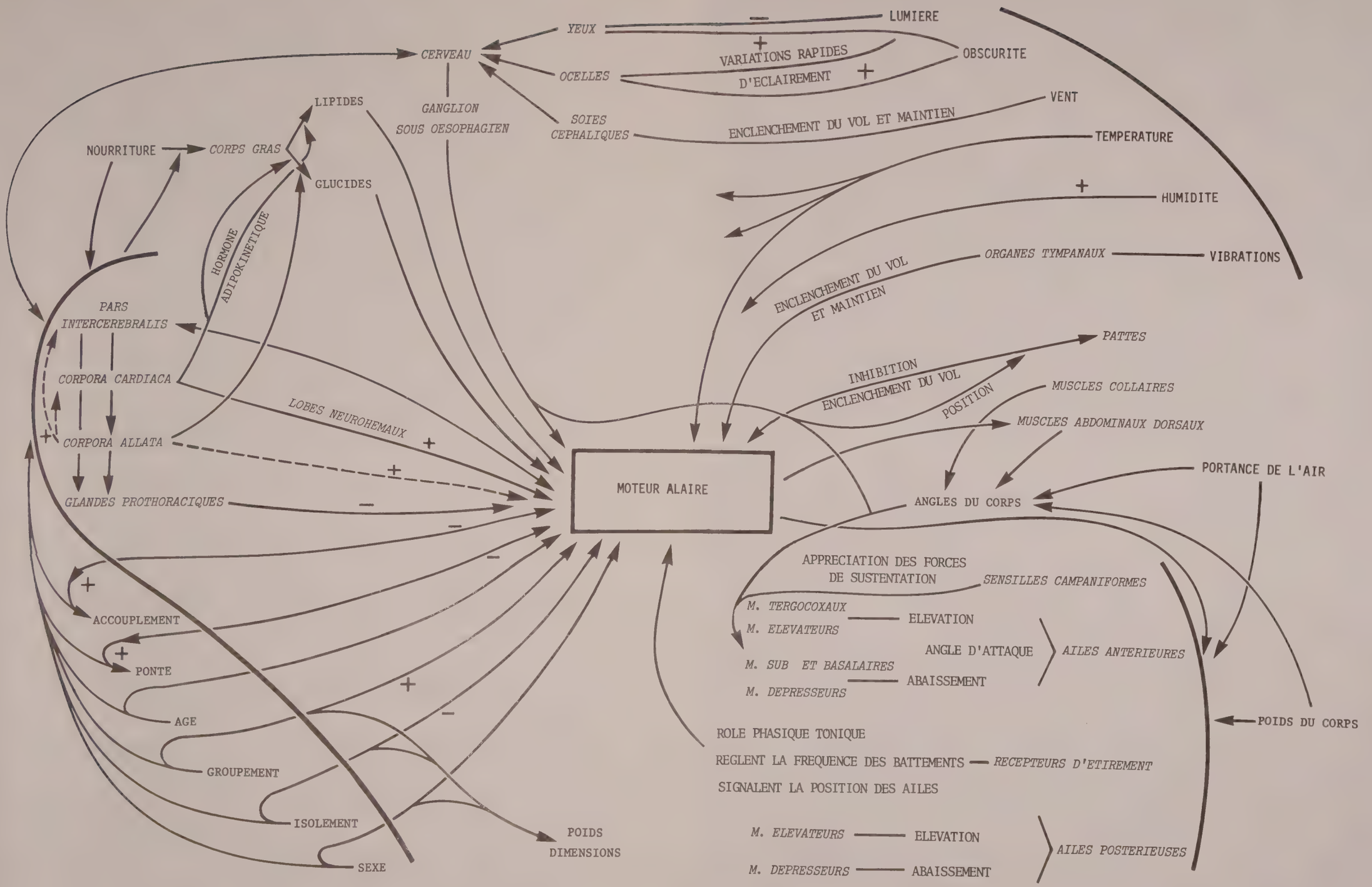


Fig. 17 - Schéma résumant l'essentiel des faits connus concernant les modalités de fonctionnement du "Moteur alaire" de *Schistocerca gregaria*. Voie d'action possible: – – –

BIBLIOGRAPHIE

ALBRECHT F.O. -

1953 - The Anatomy of the Locust. Univ. Londres, Athlone Press.

1955 - La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* (Forsk.) et *Nomadacris septemfasciata* (Serv.) : la mue d'ajustement. *J. agric. trop. Bot. appl.*, 2, 109-192.

1962 - Physiologie, comportement et écologie des Acridiens en rapport avec la phase. *Coll. C.N.R.S., Paris* 114, discussion générale.

1964a - Natural changes in grass zonations in a red locust outbreak centre in the Rukwa valley, Tanganyika. *S. Afr. J. Agric. Sci.*, 7, 123-130.

1964b - Etat hygrométrique, coloration et résistance chez l'imago de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Experientia* 20, 97.

1965a - Influence du groupement, de l'état hygrométrique et de la photopériode sur la résistance au jeûne de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Bull. Biol. Fr. et Belg.* 993, 287-339.

1965b - La résistance au jeûne des imagos isolés et groupés chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *XIIe Congr. Intern. Ent. Londres* (1964), 391-392.

1965c - Influence du groupement, de l'état hygrométrique et de la photopériode sur la résistance au jeûne de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.), *Bull. Biol. Fr. et Belg*, 99, 287-339.

1967 - Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens migrateurs. *Masson et Cie, éditeurs*, Paris.

ALBRECHT F. O. et BLACKITH R.E. -

1960 - Poids et délai de survie des larves nouveau-nées chez les Acridiens migrateurs. Données physiologiques. *C.R. Acad. Sc. Paris* 250, 3388-3390.

ALBRECHT F.O. et CASSIER P. -

1965 - Influence de la photopériode et de la température sur les élevages de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). Phase grégaire. *C.R. Acad. Sc. Paris* 260, 6449-6451.

ASHALL C. et ELLIS P.E. -

1962 - Studies on numbers and mortality in field populations of the desert locust (*Schistocerca gregaria*, Forsk.) *Anti-locust Bull.*, 38, 1-59.

AUGER D. et FESSARD A. -

1928 - Observations sur l'excitabilité de l'organe tympanique du criquet. *C.R. Soc. Biol.* 99, 400-401.

BAYRAMOGLU ERGENE S. -
1964 - Untersuchungen über den Einfluss der Ocellen auf die Fluggeschwindigkeit der Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria*. *Zeitsch. Vergl. Physiol.* 48, 467-480.

BHATIA O. -
1939 - The influence of dust storms on the migration of the Desert Locust. *Ind. J. Ent.* 1, 49-51.

BEENAKKERS A.M.T. -
1963 - Fatty acid oxidation in insect muscles. *Acta physiol. pharmacol. néerl.* 12, 332-335.

1965 - Transport of fatty acids in *Locusta migratoria* during sustained flight. *J. Insect Physiol.* II, 879-888.

1969 - Carbohydrate and fat as a fuel for insect flight. A comparative study. *J. Insect Physiol.* 15, 353-361.

BEENAKKERS A.M.T., DEWAIDE J.H., HENDERSON P.T. and LUTGERHORST A. -
1967 - Fatty acid oxidation and some participating enzymes in animal organs. *Comp. Brochem. Physiol.* 22, 675-682.

BENTZ F., JOLY L., et JOLY P. -
1969 - Action des *corpora allata* sur les mitochondries d'un muscle alaire chez *Locusta migratoria*. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 94, 195-199.

BLACKITH R.E. et ALBRECHT F.O. -
1960 - Poids et délai de survie des larves nouveau-nées chez les Acridiens migrateurs. Données chimiques. *C.R. Acad. Sc. Paris* 250, 3514-3515.

BODENHEIMER F.S. et al. -
1929 - Studien zur Epidemiologie, Oekologie und Physiologie des Afrikanischen Wanderheuschrecken *Z. angew. Ent.* 15, 435-557.

BOISTEL J. -
1960 - Caractéristiques fonctionnelles des fibres nerveuses et des récepteurs tactiles et olfactifs des insectes. *Thèse Doctorat Paris* 1957.

BONNEMAISON L. -
1951 - Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae. *Annls Epiphyt.* 2, 1-380.

BOTHA D.M. et JANSEN A. -
1969 - Night flying by brown locusts *Locustana pardalina* (Walker). *Phytophylactica* 1, 79-92.

BOULTON J. -
1967 - In : ALBRECHT F.O. 1967.

BOWERS W.S. and FRIEDMAN S. -
1963 - Mobilization of the Fat body Glycogen by an extract of *corpora cardiaca*. *Nature G.B.*, 198 : 685.

BRADY J. -
1967 - Control of the circadian rhythm of activity in the cockroach I - The role of the *corpora cardiaca* brain and stress. *J. Exp. biol.* 47, 153)164. II - The role of the sub-oesophageal ganglion and ventral nerve cord. *J. exp. Biol.* 47, 165-178.

1969 - How are insect circadian rhythms controlled . *Nature*, Lond. 223, 781-784.

BROUSSE - GAURY P. -
1967 - Généralisation à divers insectes de l'innervation deutocérébrale des *corpora cardiaca* et rôle neurosécrétoire des *nervi corporis cardiaci* 4. *C.R. Acad. Sci.* Paris. 265, 2043-2046.

BROWN R.H.J. et UNWIN D.M.M. -
1961 - An activity recording system using infra red detection. *J. Insect. Physiol.* 7, 203-209.

BRUNEAU DE MIRE P. -
1952 - Rapport de prospection en Mauritanie orientale (A.O.F.). *Bull. Off. nat. anti-acrid.* 3, 1-54.

BURNETT G.F. -
1951b - Field observations on the behaviour of the red locust, *Nomadacris septemfasciata* (Serv.) in the solitary phase. *Anti locust Bull.* 8, 1-36.

BURTT E.T. et CATTON W.T. -
1964 - Potential changes in the eye and optic lobe of certain insects during light and dark adaptation. *J. Insect Physiol.* 10, 865-886.

BURTT E.T., CATTON W.T. and COSENS D.J. -
1966 - Electrical potential field in eye and optic lobe of locust. Potential variations and changes in visual threshold during, light and dark adaptation. *In* the functional Organisation of the compound eye. *Ed. by Berhnard C.G.* 21, 219-236. *Pergamon Press Oxford.*

BUSNEL M.C. et Burkhardt D. -
1962 - An electrophysiological study of the phonokinetic reaction in *Locusta migratoria migratorioides* L. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 7, 13-44.

BUSNEL M.C. et BUSNEL R.G. -
1956 - Sur une phonocinèse de certains Acridiens à des signaux acoustiques synthétiques. *C.R. Acad. Sc.* 242, 292-293.

BUTENANDT A. et KARLSON P. -
1954 - Uber die Isolierung eines Metamorphosehormons der Insekten in Kristallisierter Form. *Z. Naturforsch* B 9, 389-391.

CAMHI J.M. -
1970 - I. Yaw correcting postural changes in locusts. *J. Exp. Biol.* 52, 519-532. II Sensory control of abdomen posture in flying locusts. *J. Exp. Biol.* 52, 533-564.

CANDY D.J. -
1970 - Metabolic studies on locust flight muscle using a new perfusion technique *J. Insect Physiol.* 16, 531-543.

CANDY D.J. et KILBY B.A. -
1959 - Site and mode of trehalose biosynthesis in the locust. *Nature. Lond.* 183, 1594-1595.

1961 - The biosynthesis of trehalose in the locust fat body. *Biochem J.* 78, 531-536.

CANTACUZENE A.M. -
1967 - Effets comparés de l'allatectomie sur l'activité des glandes annexes mâles et le comportement sexuel de deux acridiens : *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria* (souches migratorioides et kazalinsk). *C.R. Acad. Sci.* 265, 224-227.

CANTACUZENE A.M. et GIRARDIE A. -
1970 - Caractères sexuels des adultes prothétéliques mâles obtenus par allatectomie de *Locusta migratoria migratorioides* (orthopt). *C.R. Acad. Sc. Paris D.* 270, 2465-2468.

CARLISLE D.B. et ELLIS P.E. -
1959 - La persistance des glandes ventrales céphaliques chez les criquets solitaires. *C.R. Acad. Sci.* 249, 1059-1060.

1962 - Endocrine glands and phase in Locusts. *4ème Congr. Union Int. Etud. Ins. Soc. Pavie* 1961, 10, 219-224.

1963 - Prothoracic gland and gregarious behaviour in locusts. *Nature, Lond.* 200, 603-604.

1968 - Hormonal inhibition of the prothoracic gland by the brain in Locusts. *Nature (London)* 220, 706-707.

CARLISLE D.B., ELLIS P.E. et BETTS E. -
1965 - The influence of aromatic shrubs on sexual maturation in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.* 11, 1541-1558.

CASSIER P. -
1965a - Interactions des effets du groupement et d'un facteur saisonnier chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Bull. Soc. Zool. Fr* 90, 39-51.

1965b - Comparaison de l'intensité des effets du groupement dans les générations de juin et de décembre du criquet migrateur *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *C.R. Acad. Sc. Paris* 260, 3480-3482.

1965c - Le comportement phototropique du criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) : bases sensorielles et endocrines. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 7, 213-358.

1966 - Variabilité des effets du groupement (effets immédiats et transmis chez *Locusta migratoria migratorioides*). (R. et F.) I. Déterminisme des variations saisonnières : rôles de la photopériode et de la température. *Bull. Biol. Fr. et Belg. C* 1, 135-179.

1968 - Détermination de la période photosensible chez le criquet migrateur africain *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). Phase grégaire. *Ins. Soc.* VX 1, 3-30.

CASSIER P. et FAIN-MAUREL M.A. -
1970 - Contrôle plurifactoriel de l'évolution postimaginale des glandes ventrales chez *Locusta migratoria* L. Données expérimentales et infrastructurales. *J. Insect Physiol.* 16, 301-318.

1970 - Contribution à l'étude infrastructurale du système neurosécréteur cérébral chez*Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.).
I *Les corpora cardiaca* Z. Zellforsch 111, 471-482.
II Le transit des neurosécrétions - *Z. Zellforsch* 111, 483-492.

CAZAL M. -
1965 - Rôle des *corpora cardiaca* sur la teneur en eau de quelques orthoptères *C.R. Acad. Sci. Paris* 261, 3895-3898.

1971 - Les *corpora cardiaca* chez *Locusta migragoria* et leurs fonctions. *Thèse Doctorat Montpellier.*

CHALAYE D. -
1967 - Neurosécrétion au niveau de la chaîne nerveuse ventrale de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) Orthoptère, Acridien. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 92, 87-108.

CHAPMAN E. -
1951 - Vegetation of locust habitats. *Anti-locust Bull.* 10, 2-18.

CHAPMAN R.F. -
1955 - A laboratory study of roosting behaviour in hoppers of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides*, R. et F.). *Anti-locust Bull.* 19, 1-91.

1957 - Observations on the feeding of adults of the red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serv.- Brit. *J. Anim. Behav.* 5, 60-75.

1959 - Observations on the flight activity of the Red locust *Nomadacris septemfasciata* Serville). *Behaviour* 14, 300-334.

CHAUVIN R. -
1941 - Contribution à l'étude physiologique du criquet pèlerin et du déterminisme des phénomènes grégaires. *Ann. Soc. ent. Fr.* 110, 133)272.

1947 - Observations et expériences sur les facteurs qui contrôlent le déplacement des bandes larvaires du criquet marocain (*Dociostaurus maroccanus*). *Ann. Epiphyt.* 13, 1-17.

CHEU S.P. -
1952 - Changes in the fat and protein content of the african migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Bull. ent. Rest.* 43, 101-109.

CHURCH N.S. -
1960 - Heat loss and the body temperatures of flying insects. I Heat loss by evaporation of water from the body. J. Ex. Biol. 37, 171-85. II Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection *J. Exp. Biol* 37, 186-212.

CLARK L.R. -
1947 - An ecological study of the Australian plague locust (*Chortoicetes terminifera* Walk) in the Bogan-Macquerie outbreak area, N.S.W. *Bull. Coun. Sci. Industr. Res. Aust.* 226.

1949 - Behaviour of swarm hoppers of the Australian plague locust *Chortoicetes terminifera* (Walker) *Bull. Sci. Ind. Res. Org.*, 245, 1-27.

CLARK D.P., ASHALL D., WALOFF Z. et CHINNICK L. -
1969 - Field studies on the Australian Plague Locust *Chortoicetes terminifera* (Walk) in the channel country of Quennsland. *Anti-locust Bull.* n° 44.

CLARKE K.U. -
1966 - Histological changes in the endocrine system of *Locusta migratoria L.* associated with the growth of the adult under different temperatures regimes. *J. Insect Physiol.* 12, 163-170.

CLARKE K.U. et GILLOT C. -
1967 - Studies on the effects of the removal of the frontal ganglion in *Locusta migratoria* L. I The effect on protein metabolism. II Ribonucleic acid synthesis *J. Exp. Biol.* 46, 13-34.

CLARKE K.U. et LANGLEY P. -
1963 - Effect of the removal of the frontal ganglion on the development of the gonads in *Locusta migratoria* L. *Nature* 198, 811-812.

CLEGG V.S. et EVANS D.R. -
1961 - The physiology of blood trehalose and its function during flight muscle mitochondria *J. Insect. Physiol.* 15, 367-372.

CLEMENTS A.N. -
1959 - Studies of the metabolism of locust fat body *J. Exp. Biol.* 36, 665-675.

COSENS D.J. -
1966 - Visual sensitivity in the light and dark adapted compound eye of the desert Locust. *J. Insect Physiol.* 12, 871-890.

COUTURIER A. -
1962 - La faculté d'orientation du Hanneton commun *Melolontha melolontha* L. *Z. Angew. Ent.* 50, 66-70.

COUTURIER A. et ROBERT P. -
1967 - Rythmes d'activité chez quelques Melolonthides (Coléoptères). *In* Distribution temporelle des activités animales et humaines. *Masson Ed. Paris* 19-35.

CYMBOROWSKI B. -
1970 - Investigations on the neurohormonal factors controlling circadian rhythm of locomotor activity in the House cricket (*Acheta domesticus* L.) I The role of the brain and sub oesophgeal ganglion. Zool. Poloniae, 20, 103-126. II Daily histochemical changes in the neurosecretory cells of the *Pars intercerebralis* and sub-oesophageal ganglion. Zool. Poloniae 2I, 127-151.

DARJO A. -
1969 - Influence de la photopériode sur l'activité alimentaire en relation avec la maturation sexuelle pour une souche de *Locusta migratoria migratoria* L., Bull. Soc. Zool. Fr. phase grégaire 94, 71-89.

DAVEY J.T. -
1953 - Possibility of movements of the african migratory in the solitary phase and the dynamics of its outbreaks. Nature 172, 720-721.

1956 - A method of marking isolated adult locusts in large numbers as an aid to the study of their seasonal migrations. Bull. Ent. Res. 46, 797-802.

1958 - The african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) in the central Niger Delta. Part I. Climate and vegetation *Locusta* 5, 1-115.

1959 - The african migratory locust (*Locusta miaratoria migratorioides* R. et F.) in the central Niger delta. Part II The Ecology of *Locusta* in the semi-arid lands and seasonal movements of populations, *Locusta*, n° 7.

DAVEY K.G. -
1962a - The mode of action of the *corpus cardiacum* on the hind gut in *Periplaneta americana*. J. Exp. Biol. 39, 319-324.

1962b - The nervous pathway involved in the release by feeding of a pharmacologically active factor from the *corpus cardiacum* of *Periplaneta* J. Insect Physiol. 8, 579-583.

DEAN G.J.W. -
1967 - Observations on the structure of hopper bands and movement of hoppers of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata*. Serville) J. Ent. Soc. Sth. Afr. 30, 1-17.

DELPHIN F. -
1965 - The histology and possible functions of neurosecretory cells in the ventral ganglia of *Schistocerca gregaria* (Forsk) Trans. R. Ent. Soc. Lond. 117, 167-214.

DESCAMPS M. -
1961 - Comportement du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger, région de Niafunké, *Locusta*, 8, 1-280.

1962a - Notes sur le comportement, dans les conditions naturelles, des larves solitaires de *Locusta migratoria migratorioides*, R. et F. *Rev. Path. vég.*, 40, 145-186.

1962b - Etude écologique du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides*, R. et F.) en 1959 dans la partie méridionale de son aire de grégarisation sur le Niger (vallée inférieure du Bani). *Rev. Path. vég.*, 41, 133-297.

DIGBY P.S.B. -
1955 - Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. *J. Exp. Biol.*, 32, 279-98.

DIRSH de V.M. -
1953 - Morphometrical studies on phases of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *Anti Locust Bull.*, n° 16.

DIRSH V.M. et UVAROV B.P. -
1953 - Tree Locusts of the genus *Anacridium* (Orthop. Acrid.) Eos. Madr. 29, 7-69.

DONNELLAN J.F. et BEECHEY R.B. -
1969 - Factors affecting the oxydation of glycerol 1 - Phosphate by insect flight muscle mitochondria. *J. Insect. Physiol.* 15, 367-372.

DUFAY J. -
1928 - La brillance du ciel nocturne et ses variations. Recherches sur la lumière du ciel nocturne. *Bull. Observ. Lyon* 10, 1-188.

DUMORTIER B. et BUSNEL R.G. -
1959 - Recherches sur la phonocinèse de certains insectes. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 5-6, 351-370.

DUTKOWSKI A.B., CYMBOROWSKY B. and PRZELECKA A. -
1971 - Circadian changes in the ultrastructure of neurosecretory cells of the *pars intercerebralis* of the house cricket. *J. Insect Physiol.* 17, 1763-1772.

EDNEY E.B. -
1937 - A study of spontaneous locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) by the actograph method. *Bull. Entomol. Res.* 28, 243-278.

EDWARDS G.A. et RUSKA H. -
1965 - The function and metabolism of certain insect muscles in relation to their structure. *Q.H. microsc. Sci.*, 96, 151-159.

EL KHIDIR E. -
1963 - Ecological studies on *Aleyrodes brassicae* with special reference to dispersal. *Ph. D. Thesis, London University.*

ELLIS P.E. -
1951 - The marching behaviour of hoppers of the african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) in the laboratory. *Anti-locust Bull.*, 7, 1-46.

1953a - The gregarious behaviour of marching *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) hoppers *J. Exp. Biol.*, 30, 214-234.

1953b - Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Behaviour*, 5, 225-260.

1956 - Differences in social aggregation in two species of locust. *Nature*, 178, 1007.

1957 - Social aggregation in two species of locust, *3ème Congr. Un. int. Etud. Insectes sociaux* Paris (1957).

1959a - Some factors influencing phase characters in the nymphs of the locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Insectes sociaux*, 6, 21-39.

1959b - Learning and social aggregation in locust hoppers. *Anim. Behav.*, 7, 91-106.

1962 - The behaviour of locusts in relation to phases and species. *Coll. intern. du C.N.R.S.*, 114, 123-143.

1963a - The influence of some environmental factors on learning and aggregation in locust hoppers. *Anim. Behav.*, 11, 142-151.

1963b - An experimental study of feeding, basking, marching and pottering in locust nymphs. *Behav.*, 20, 282-310.

1963c - Changes in the social aggregation of locust hoppers with changes in rearing conditions. *Anim. Behav.*, 11, 152-160.

1964a - Marching and colour in locust hoppers in relation to social factors. *Behav.*, 23, 177-192.

1964b - Changes in marching of locusts with rearing conditions. *Behaviour*, 23, 193-202.

1966 - Some thoughts on the selective advantages of certain locust behaviour patterns. *Anim. Behav.*, 14, 1.

ELLIS P.E. et ASHALL C. -
1957 - Field studies on diurnal behaviour movement and aggregation in the Desert Locust, *Anti-Locust Bull.*, 25.

ELLIS P.E., CARLISLE D.B. et OSBORNE D.J. -
1965 - Desert locusts : sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. *Science*, 149, 546-547.

ELLIS P.E. et HOYLE G. -
1954 - A physiological interpretation of the marching of hoppers of the african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) *J. exp. Biol.*, 31, 271-279.

ELLIS P.E. et PEARCE A. -
1962 - Innate and learned behaviour patterns that lead to group formation in locust hoppers. *Anim. Behav.*, 10, 305-318.

FAIN - MAUREL M.A. et CASSIER P. -
1968 - Etude infrastructurale des glandes de mue de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) I Evolution cyclique au cours des stades larvaires et genèse du produit de sécrétion, l'*Ecdysone*, *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 109, 445-476.

1969 - Etude infrastructurale des glandes de mue de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) II Analyse morphologique des étapes de la dégénérescence chez les imagos grégaires. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 110, 91-124.

FAURE J.C..
1923 - The life history of the Brown Locust. *Bull. Fac. Agr. Transv. Univ. Coll.*, Pretoria, n° 4.

1932 - The phases of locusts in South Africa. *Bull. ent. Res., Lond.*, 23 293-405.

1933 - The phases of the Rocky Mountains Locust, *Melanoplus mexicanus*. *J. econ. Entom.*, 26, 706-718.

1935 - The life-history of the red locust (*Nomadacris septemfasciata* Serv.) *Bull. Dep. Agric. S. Afr.*, 144, 1-32.

1937 - Some recent advances in research on locust problems. *South Afri. J. Sci.*, 33, 797-811.

1943a - The phases of the Lesser Army Worm (*Laphygma exigua* (Hübn.)). *Fmg S. Afr.*, 18, 69-78.

1943b - Phase variation in the Army Worm *Laphygma exempta* (Walk.). *Sci. Bull. Dep. Agric. For. Un. S. Afr.* n° 234.

FLETCHER T.B.
1925 - Migration as a factor in pest-outbreaks. *Bull. ent. Res.*, 16, 177-181.

1929 - Notes on butterfly migration, bird attacks on butterflies, etc. *Proc. ent. Soc. Lond.*, 4, 103-104.

FOWLER M.S. et LAGRONE A.H. -
1969 - Comparison of insects flight characteristics with observed characteristics of Radar dot angels. *J. Appl. Meteor.*, 8, 122-127.

FRAENKEL G. -
1929 - Untersuchungen über Lebensgewohnheiten, Sinnesphysiologie und Socialpsychologie der wandernden Larven der afrikanischen Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Biol. Zbl.*, 49, 657-680.

FRAENKEL G. et HSIAO E. -
1963 - Tanning in the adult fly : a new function of neurosecretion in the brain. *Science* 141, 1057-1058.

FUZEAU - BRAESCH S. et NICOLAS G. -
1970 - The influence of carbon dioxide on some phase polymorphic characters in *Locusta migratoria* L. *Proc. Int. Study Conf. Curr. Fut. Problems Acridol. London*, 1970.

GABE M. -
1953 - Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine paraldéhyde. *Bull. Micr. appl. Fr.*, 3, 153-162.

GAUTIER J.Y. -
1967 - Immobilisation réflexe liée à des excitations tactiles du pronotum chez les larves de *Blabera craniifer* (Burm) normales ou recevant des implantations de corps allates. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, 1319-1322.

GELDIAY S. -
1970 - Photoperiodic control of neurosecretory cells in the brain of the Egyptian Grasshopper, *Anacridium aegyptium* L. *Gen. Comp. Endocr.* 14, 35-42.

GEORGE J.C. et EAPEN J. -
1959 - Lipase activity in the fat body of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 54, 293-295.

GETTRUP E. -
1963 - Phasic stimulation of a thoracic stretch receptor in locusts. *J. Exp. Biol.*, 40, 323-333.

GETTRUP E. et WILSON D.M. -
1964 - The lift control reaction of flying locusts. *J. Exp. Biol.*, 41, 183-190.

GILLETT S. -
1968 - Airborne factor affecting grouping behaviour in locusts. *Nature Lond.* 218, 782-783.

GILLETT S., NICOLAS G. et FUZEAU - BRAESCH S. -
1972 - Comportement de *Locusta migratoria cinerascens* Fab. Evolution vers le type solitaire sous l'action périodique d'une minute de gaz carbonique. II Aggrégation. Sous presse.

GIRARDIE A. -
1961a - Etude biométrique d'imagos prématurés chez *Periplaneta americana*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 86, 136-148.

1961b - Etude biométrique d'imagos géants de *Periplaneta americana*. *Bull. Soc. Zool. Fr*, 86, 242-252.

1964 - Action de la *Pars intercerebralis* sur le développement de *Locusta migratoria* L. *J. Insect Physiol.*, 10, 599-609.

1965 - Réduction de l'intermue chez *Locusta migratoria* L. par implantation de *Pars intercerebralis*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 261, 4247-4249.

1967 - La *Pars intercerebralis* chez *Locusta migratoria* et son rôle dans le développement. *Thèse Doctorat Strasbourg*.

1970 - Neurosécrétions cérébrales chez les Acridiens. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 95, 783-802.

GIRARDIE A. et CAZAL M. -
1965 - Rôle de la *Pars intercerebralis* et des *Corpara cardiaca* sur la mélanisation chez *Locusta migratoria* L. *C.R. Acad. Sc.*, 261, 4525-4527.

GOLDSWORTHY G.J. -
1969 - Hyperglycaemic factors from the *corpus cardiacum* of *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.*, 15, 2131-2140.

1970 - The action of hyperglycaemic factors from the *corpus cardiacum* of *Locusta migratoria* on glycogen phosphorylase. *Gen. Comp. Endocr.* 14, 78-85.

GOODMAN L.J. -
1959 - Hair plates on the first cervical sclerites of the *Orthoptera*. *Nature Lond.* 183, 1106-1107.

1965 - The role of certain optomotor reactions in regulating stability in the rolling plane during flight in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Exp. Biol.* 42, 385-407.

1968 - Interaction between ocellar and compound eye visual units in *Schistocerca gregaria*. *Proc. 13è Int. Congr. Entomology. Moscou.*

1970 - The structure and function of the insect dorsal ocellus. *In* advances in Insect Physiol. *Acad. Press*, 7, 97-195.

GUNN D.L., PERRY F.C. et al. -
1948 - Behaviour of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in Kenya in relation to aircraft spraying. *Anti locust Bull.*, 3.

GUTHRIE D.M. -
1966 - The function and fine structure of the cephalic airflow receptor in *Schistocerca gregaria*. *J. Cell. Sc.*, I, 463-470.

HARKER J.E. -
1956 - Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana* L. *J. exp. Biol.*, 33, 224-234.

1960 - Endocrine and nervous factors in insect circadian rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 25, 279-287.

HASKELL J. -
1966 - The development of gregarious behaviour in hatchling hoppers. *Anim. Behav.*, 14, 192.

HASKELL P.T. -
1957 - The influence of flight noise on behaviour in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *J. Insect Physiol.*, I, 52-75.

1959 - Physiology of some sensitive receptors of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria*). *15th Int. Congr. Zool. London*, 1958, 960-1.

1960 - The sensory equipment of the migratory locust. *Symp. Zool. Soc. London*, n° 3, 1-23.

1962 - Sensory influence on phase change in Locusts. *Coll. Int. C.N.R.S.* 114, Paris (Discussion), 145-164.

HASKELL P.T., CARLISLE D.B., ELLIS P.E. and MOORHOUSE J.E. -
1965 - Hormonal influences in locust marching behaviour, *Proc. 12th Int. Congr. Ent.* 1964, 290-291.

HASKELL P.T. and MOORHOUSE J.E. -
1963 - A blood borne factor influencing the activity of the central nervous system of the desert locust. *Nature, Lond.* 197, 56-58.

HASKELL P.T., PASKIN M.W.J. et MOORHOUSE J.E. -
1962 - Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the Desert Locust. *J. Insect Physiol.* 8, 53-78.

HASKELL P.T. et ROSCOW J.M. -
1962 - Résultats non publiés cités par HASKELL et MOORHOUSE, 1963.

HAYWARD K.J. -
1953 - Migration of butterflies in Argentina during the spring and summer of 1951-52. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), 28, 69-73.

HIGHNAM K.C. -
1961a - The histology of the neurosecretory system of the adult fernale desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. micr. Sci.* 102, 27-38.

1961b - Induced changes in the amounts of material in the neurosecretory system of the desert locust. *Nature, Lond.* 191, 199-200.

1962 - Neurosecretory control of ovarian development in *Schistocerca gregaria*. *Quart. J. micr. Sci.*, 103, 57-72.

1966 - Estimates of neurosecretory activity during maturation in locusts. In *Insect Endocrines, Ed. V.J.A. Novak Prague.*

1971 - Estimates of neurosecretory activity during maturation in females locusts. In *Insect Endocrines. Edrs. V.J.A. Novak et K. Slama. Prague.* 81-90.

HIGHNAM K.C. and HASKELL P.T. -
1964 - The endocrine systems of isolated and crowded *Locusta* and *Schistocerca* in relation to oöcyte growth, and the effects of flying upon maturation, *J. Insect. Physiol.*, 10, 849-864.

HIGHNAM K.C, HILL L., and GINGELL D.J. -
1965 - Neurosecretion and water balance in the male desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Zool. Lond.* 147, 201-215.

HIGHNAM K.C., HILL L. and MORDUE W. -
1966 - The endocrine system and oöcyte growth in *Schistocerca* in relation to starvation and frontal ganglionectomy. *J. Insect. Physiol.*, 12, 977-994.

HIGHNAM K.C., LUSIS O. et HILL L. -
1963 - The role of the *corpora allata* during oocyte growth in the desert locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Insect Physiol.*, 9, 827-837.

HIGHNAM K.C. and WEST M.W. -
1971 - The neuropilar neurosecretory reservoir of *Locusta migratorioides* (E. and F.) *Gen. comp. Endocr.*, 16, 574-585.

HILL L. -
1962 - Neurosecretory control of haemolymph protein concentration during ovarian development in the desert locust. *J. Insect Physiol.*, 8 609-619.

1965 - The incorporation of C^{14}-glycine into the proteins of the fat body of the desert locust during ovarian development. *J. Insect Physiol.* 11, 1605-1615.

HILL L., LUNTZ A.J. et STEELE P.A. -
1968 - The relationships between somatic growth, ovarian growth and feeding activity in the adult desert locust. *J. Insect Physiol.*, 14, 1-20.

HILL L., MORDUE W. and HIGHNAM K.C. -
1966 - The endocrine system, frontal ganglion, and feeding during maturation in the female desert locust. *J. Insect. Physiol.*, 12, 1197-1208.

HINES W.J.W. and SMITH M.J.H. -
1963 - Some aspects of intermediary metabolism in the desert locust *(Schistocerca gregaria)*. *J. Insect Physiol.*, 9, 463-468.

HODGSON E.S. and GELDIAY S. -
1959 -Experimentally induced release of neurosecretory materials from roach *corpora cardiaca*. *Biol. Bull. Woods Hole* 117, 275-283.

HOFFMAN J.E. -
1970 - Regulation endocrine de la production et de la différenciation des hémocytes chez un insecte orthoptère *Locusta migratoria migratorioides*. *Gen. Comp. Endocr.* 15, 198-219.

HOLGATE M.W. -
1956 - Transpiration through the cuticles of some aquatic insects. *J. Exp. Biol.*, 33, 107-18.

HOYLE G. -
1954 - Changes in the blood potassium concentration of the African migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) during food deprivation and the effects on neuromuscular activity. *J. Exp. Biol.* 31, 260.

1955 - Functionning of the insect ocellar nerve. *J. Exp. Biol.* 32, 397-407.

1962 - Neural mechanism in insect behaviour. *Yearb. Roy. Soc. London*, 66, 263.

HUSSEIN M. -
1937 - The effect of temperature on locust activity. *Bull. Minist. Agric. Egypt.* 184.

HWANG GUAN HEI and MA SCHIN CHUN
1964 - Fat consumption and water loss of the Oriental migratory locust (*Locusta migratoria manilensis* Meyen) during flight and their relation to temperature and humidity. *J. Zool., Lond.* 16, 372-380.

JENSEN M. et WEIS-FOGH T. -
1962 - Biology and Physics of locust flight V : Strength and elasticity of locust cuticle. *Phil. Trans. B.*, 245, 137-169.

JOHNSON C.G. -
1963 - The origin of flight in insects. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* (C.), 28, 26-7.

1965 - Migration. In *Physiology of Insecta* (ed. M. Rockstein). Vol. II, 187-226 (Academic Press, New-York and London).

1966 - A functional system of adaptative dispersal by flight. *An. Rev. Ent.* 11, 233-60.

1969 - Migration and dispersal of Insects by flight. *Methuen ed. London.*

JOLY L. -
1958 - Comparaison des divers types d'adultoïdes chez *Locusta migratoria*. *Ins. Soc.*, 5, 373-378.

1960 - Fonctions des *Corpora allata* chez *Locusta migratoria* L. *Thèse Doctorat. Strasbourg.*

JOLY L., JOLY P. et PORTE A. -
1969 - Remarques sur l'ultrastructure de la glande ventrale de *Locusta migratoria* en population dense. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 269, 917-918.

JOLY L., JOLY P., PORTE A. et GIRARDIE A. -
1968 - Etude physiologique et ultrastructurale des *Corpora allata* de *Locusta migratoria* L. (Orthoptère) en phase grégaire. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 109, 703-728.

JOLY L., JOLY P., PORTE A. et GIRARDIE A. -
1969 - Analyse ultrastructurale de l'activité des *Corpora allata* de *Locusta migratoria* L. et ses conséquences sur la structure que l'on doit attribuer au mécanisme humoral contrôlant la métamorphose. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 110, 617-628.

JOLY P. -
1949 - Le système endocrine rétrocérébral chez les acridiens migrateurs. *Ann. Sci. Nat. Zool.* II Ser. 255-262.

1958 - Les corrélations humorales chez les acridiens. *Ann. Biol.*, 34, 97-118.

1962 - Rôle joué par les *Corpora allata* dans la réalisation du polymorphisme de phase chez *Locusta migratoria*. *Coll. Int. C.N.R.S. Paris*, 114, 77-83.

JOLY P. et JOLY L. -
1970 - Comparaison des tests cytologiques d'activité des *Corpora allata* des Acridiens. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 2560-2562.

KARLSON P. et BODE C. -
1969 - Die Inaktivierung des Ecdysons bei des Schmeissfliege *Calliphora erythrocephala* Meigen. *J. Insect Physiol.*, 15, 111-118.

KATSUKI Y. et SUGA N. -
1960 - Neural mechanism of hearing in insects. *J. Exp. Biol.*, 37, 279-290.

KEELEY L.L. and FRIEDMAN S. -
1967 - *Corpue cardiacum* as a metabolic regulator in *Blaberus discoïdalis* Serville (Blattidae) I. Long term effects of cardiacectomy on whole body and tissue respiration and on trophic metabolism. *Gen. comp. Endocr.*, 8, 129-134.

KENNEDY J.S. -
1937 - Phase transformation in locusts in the field. *Nature*, 140, 889.

1939 - The behaviour of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in an outbreak centre. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 89, 385-542.

1945 - Observations on the mass migration of desert locust hoppers. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 95, 247-262.

1949 - A preliminary analysis of oviposition behaviour by *Locusta* (Orthoptera, Acrididae) in relation to moisture. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), 24, 83-89.

1951 - The migration of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.). I The behaviour of swarms. II A theory of long-range migrations *Phil. Trans.* (B), 235, 163-290.

1952 - Unidirectional movement in migrating Locusts. *Trans. Ninth. Int. Cong. Ent.*, 1, 394-400.

1956 - Phase transformation in locust biology. *Biol. Rev.* 31, 349-370.

1961 - A turning point in the study of insect migration. *Nature.*, 189, 785-91.

KENNEDY J.S., AINSWORTH M. et TOMS B.A -
1948 - Laboratory studies on the spraying of Locusts at rest and in flight *Anti Locust. Bull. Lond.*, n° 2.

KEY H.L. -
1936 - Experimental studies on locomotor activity in *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Bull. Ent. Res.*, 27, 399-422.

KILBY B.A. -
1963 - The biochemistry of the insect fat body. *Adv. Insect Physiol. Academic Press. Londres et New-York*, 1, 111-174.

KROGH A. and WEIS-FOGH T. -
1951 - The respiratory exchange of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) before, during and after flight. *J. Exp. Biol.*, 28, 344-357.

KUTSCH W. et USHERWOOD P.N.R. -
1970 - Studies of the innervation and electrical activity of flight muscles in the Locust *Schistocerca gregaria*. *J. Exp. Biol.*, 52, 299-312.

LAFON-CAZAL M. et ROUSSEL J.P. -
1971 - Modifications métaboliques après ablation simultanée des *Corpora allata* et des *Corpora cardiaca* chez *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 273, 2613-2615.

LAWSON F.R., CHAMBERLAIN J.C. et YORK G.T. -
1951 - Dissemination of the Beet Leafhopper in California. *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, n° 1030.

LEA A.D. et THOMSEN E. -
1969 - Size independant secretion by the *Corpus allatum* of *Calliphora erythrocephala*. *J. Insect. Physiol.*, 15, 477-482.

LE BERRE J.R. -
1966 - Variations en fonction de l'âge du pouvoir d'envol d'un insecte *Leptinotarsa decemlineata* Say Coleoptère *chrysomelidae*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 263, 913-916.

1967 - Etude expérimentale de quelques facteurs de variation du pouvoir d'envol d'un insecte *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coléoptère *Chrysomelidae*). *Ann. Epiphyties.*, 118, 109.

LEES A.D. -
1966 - The control of polymorphism in Aphids. In *Adv. Insect Physiol. Academic Press. Londres et New-York*, 3, 207-277.

1967 - The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the role of crowding. *J. Insect Physiol.*, 13, 289-318.

LEFEUVRE J.C. -
1969 - Recherches sur les organes alaires des *Blattaria*. *Thèse Doctorat Rennes*.

LEPINEY J. de -
1928 - Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* Forsk au cours des vols. *Rev. Path. Veg. et Ent. Agr.* Mars 1928.

1930 - Sur le comportement des larves de *Schistocerca gregaria* Forsk. Schéma du régime journalier, descente des insectes sur le sol, montée sur les plantes. *C.R. Soc. Biol.*, 104, 263-265.

1933 - Révision sommaire du comportement de *Schistocerca gregaria* (Forsk) dans les lieux d'habitat temporaire. *5ème Congrès Int. Ent. Paris* 2, 573-581.

LESTON, DENNIS, PRINGLE V.W.S. et WHITE D.C.S. -
1965 - Muscular activity during preparation for flight in a beetle. *J. Exp. Biol.* 42, 409-414.

LEWIS T. et TAYLOR L.R. -
1964 - Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 116, 393-479.

LOHER W. -
1960 - The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. *Proc. Roy. Soc. B.* 153, 380-397.

LUSCHER M. et LEUTHOLD R. -
1965 - Uber die hormonale Beeinflüssung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe *Leucophaea maderae* (F.) *Rev. Suisse Zool.*, 72, 618-623.

MAC QUAIG R.D. -
1969 - Communication personnelle.

MAKINGS P. -
1968 - Transpiration through the Slifer's patches of *Acrididae* (Orthoptera). *J. Exp. Biol.* 48, 247-63.

MAXWELL DARLING R.C. -
1934 - The solitary phase of *Schistocerca gregaria* (Forsk) in North Eastern Kordofan (Anglo-Egyptian Sudan). *Bull. Ent. Res.*, 25, 63-83.

1936 - The outbreak centres of *Schistocerca gregaria* (Forsk) on the Red Sea coast of the Sudan. *Bull. Ent. Res. London*, 27, 37-66.

MAYER R.J. et CANDY D.J. -
1967 - Changes in haemolymph lipoproteins during locust flight. *Nature Lond.* 215, 987-990.

1969a - Changes in energy reserves during flight of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Comp. Biochem. Physiol.* 31, 409-418.

1969b - Control of haemolymph lipid concentration during locust flight ; and adipokinetic hormone from the *Corpora cardiaca*. *J. Insect Physiol.*, 15, 611-620.

MEDIONI J. -
1961a - Contribution à l'étude psychophysiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : *Drosophila melanogaster* (Meigen). *Thèse Doctorat. Strasbourg.*

1961b - Le problème de l'existence d'un sens dermatoptique chez les insectes. *Rev. Psychol. Franç.* 6, 11-20.

MEYER H., PREISS B. et BAUER SH. -
1960 - The oxydation of fatty acids by a particulate fraction from desert locust (*Schistocerca gregaria*), thorax tissues. *Biochem. J.* 76, 27-35.

MICHEL R. -
1960 - Non publié.

1962 a - Contribution à l'étude du vol des criquets. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 37, 1-2.

1962 b - Contribution à l'étude du vol des criquets : réalisation de nouveaux moyens de recherche. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 37, 3-4.

1964 - Observations résultant de l'enregistrement individuel au laboratoire de l'activité de vol chez le criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* (Forsk) (Insecte orthoptéroïde). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 2588, 5271-5273.

1965a - Non publié.

1965b - Etude expérimentale de certains aspects des capacités discriminatives des larves de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) au cours de leur cycle quotidien d'activité au laboratoire. *Ins. Soc.*, 12, 93-104.

1969 - Etude au laboratoire des variations de la tendance au vol au cours du vieillissement chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) *Rev. Comp. An.*, 3, 46-65.

1970a - Etude au laboratoire de l'influence de la lumière et de la température sur la tendance au vol du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) *Rev. Comp. An.*, 4, 3-21.

1970b - Etude expérimentale des variations de la tendance au vol chez le criquet Pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé isolément pendant plusieurs générations. *Ins. Soc.* 1, 21-38.

1970c - Etude expérimentale de l'activité maximum de vol journalière du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) élevé en groupe ou en isolement. *Behav.* 4, 286-299.

1970d - non publié.

1971a - Variations des capacités de réponse "vol continu" exprimées par le Criquet Pèlerin (*Schistocerca gregaria*) (Forsk) en fonction de l'âge au premier test. *C.R. Acad. Sci. Paris* 272, 1297-1300.

1971b - Influence du groupement en essaim artificiel sur la tendance au vol du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) *Behav.* 1, 58-72.

1972a - Influence de la lumière et de l'obscurité sur l'induction au vol et sa cessation chez le criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forskal) élevé en isolement ou en groupes denses. Sous presse.

1972b - Influence de l'ablation des *Corpora allata* sur l'activité de vol soutenu du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). Sous presse.

1972c - Etude expérimentale de l'influence des glandes prothoraciques sur l'activité de vol du criquet pèlerin, *Schistocerca gregaria* (Forsk). Sous presse.

1972d - Influence des *Corpora cardiaca* sur la tendance au vol soutenu du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk). Sous presse.

MILBURN N., WEIANT E. et ROEDER K.D. -
1960 - The release of efferent nerve activity in the roach *Periplaneta americana* by extracts of the *Corpora cardiaca*. *Biol. Bull. WOOD'S HOLE*, 118, 111-119.

MILLER P.L. -
1960 - Respiration in the Desert Locust. I The control of ventilation ; II The control of spiracles ; III Ventilation and the spiracles during flight. *J. Exp. Biol.*, 37, 224-36, 237-63, 264-78.

MINSK A.K. -
1967 - Biochemical aspects of juvenile hormone action in the adult *Locusta migratoria*. *Arch. Neerl. Zool.* 2, 175-258.

MORDUE W. -
1967 - Physiological effects of corpos cardiacum extracts factors in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Gen. Comp. Endocr.* 9, 475.

1969 - Hormonal control of malpighian tube and rectal function in the desert locust *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 16, 273-285.

1970 - Evidence for the existence of diuretic and anti diuretic hormones in locusts. *J. Endocr.* 46, 119-120.

MORDUE W. et GOLDSWORTHY G.J. -
1969 - The physiological effects of *corpus cardiacum* extracts in locusts. *Gen. Comp. Endocr.* 12, 360-369.

MORDUE A.J. et HILL L. -
1970 - The utilisation of food by the adult female desert locust *Schistocerca gregaria*. *Ent. Exp. et Appl.* 13, 352-358.

MOLLER H.P. et ENGELMAN F. -
1968 - Studies on the endocrine control of metabolism in *Leucophaea maderae* (Blattaria) II Effect of the *corpora cardiaca* on fat body respiration. *Gen. Comp. Endocr.* 11, 43-50.

MURAT M. -
1939 - Recherches sur le criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk. ; Acrididae) en Mauritanie occidentale (A.O.F.) ou au Sahara espagnol années 1937-et 1938. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.* , 30, 105-204

NAYAR K.K. -
1962 - Effects of injecting juvenile hormone extracts on the neurosecretory system of adult male cockroaches (*Periplaneta americana*) *Mem. Soc. Endocr.* 12, 371-378. *Acad. Press. Lond. N.Y.*

NEVILLE A.C. -
1963 - Growth and deposition of resilin and chitin in locust rubber like cuticle. *J. Insect Physiol.* 9, 265-278.

NEVILLE A.C. et WEIS-FOGH T. -
1963 - The effect of temperature on locust flight muscle. *J. Exp. Biol.* 40, 11-21.

NICKERSON B. -
1962 - Flight behaviour of the african migratory locust (*Locusta migratoria migratorioides*, R. et F.) *Ent. mon. Mag.*, 98, 80-81.

NICOLAS G. -
1972a - Evolution vers le type solitaire chez le criquet grégaire *Locusta migratoria cinerascens* (Fab.) soumis à l'action périodique du gaz carbonique, Acrida, 1, 97-110.

1972b - Comportement de *Locusta migratoria cinerascens* Fab. Evolution vers le type solitaire sous l'action périodique d'une minute de gaz carbonique. I Activité locomotrice. Sous presse.

NICOLAS G. et FUZEAU-BRAESCH S. -
1968 - Etude de quelques facteurs contrôlant l'homochromie chez *Locusta migratoria migratorioides*. *Seanc. Soc. Biol.* 162 1091.

NICOLAS G., CASSIER P. et FAIN-MAUREL M.A. -
1969 - Evolution vers le phénotype solitaire et persistance des glandes de mue chez *Locusta migratoria cinerascens*, phase grégaire, sous l'influence du gaz carbonique. Etude expérimentale et infrastructurale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 268, 1532-1534.

NIELSEN E.T. -
1961 - On the habits of the migratory butterfly *Ascia monuste* L. *Biol. Meddr.* 23n 1-81.

NISHIITSUTSUJI-UWO J., PETROPULOS S.F. and PITTENDRIGH C.S. -
1967 - Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach I Role of the *Pars intercerebralis*. *Biol. Bull., Wood'sHole* 3, 679-696.

NISHIITSUTSUJI-UWO and PITTENDRIGH C.S. -
1968 - Central nervous system control of circadian rhythmicity in the cockroach III The optic lobes, locus of the driving oscillation. *Z. Vergl. Physiol.* 58, 14-46.

NODA I. -
1956 - The emergence of winged viviparous female in aphid. I The influence of food, temperature, family lines and population density. *Mem. Ehime Unive.* Sect. 2, ser. B. 2, 61-70.

NOLTE D.J. -
1964 - The swarming of the Brown locust. *Scient. South Africa.* 264-268.

1967 - Phase transformation and chiasma formation in Locusts. *Chromosoma* (Berl.) 21, 123-139.

NOLTE D.J., MAY I.R. et THOMAS B.M. -
1970 - The gregarisation of Locusts. *Chromosoma* (Berl.) 29, 462-473.

NORRIS M.J. -
1950 - Reproduction in the african migratory locust in relation to density and phase. *Anti-locust Bull.*, 6, 1-48.

1952 - Reproduction in the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) in relation to density and phase. *Anti-locust Bull.* 13.

1954 - Sexual maturation in the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) with special reference to the effects of grouping. *Anti locust Bull.* n° 18.

1957 - Factors affecting the rate of sexual maturation of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) in the laboratory. *Anti locust Bull.*, n° 28.

1958 - Influence of photoperiod on imaginal diapause in Acridids. *Nature London*, 181, 58.

1961 - Group effects on feeding in adult males of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) in relation to sexual maturation. *Bull. Ent. Res.* 51, 4.

1962a - Group effects on the activity and behaviour of adult males of the desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in relation to sexual maturation. *Anim. Behav.* 10, 275-291.

1962b - The effects of density and grouping on sexual maturation feeding and activity in caged *Schistocerca gregaria*. *Coll. Intern. C.N.R.S. Paris*, 114, 23-35.

1964a - Environmental control of sexual maturation in insects. *IIIth Symp. E. Ent. Soc. London* 1963, 56-65.

1964b - Accelerating and inhibiting effects of crowding on sexual maturation in two species of locust *Nature*. 203, 784-785.

1967 - Some group effects on reproduction in locusts. *Coll. Int. Cent. Rech. Sci.* 173, 147-161.

ODHIAMBO T.R. -
1965 - Metabolic effects of the *corpus allatum* hormone in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Nature*, 207, 1314-1315.

1966a - The metabolic effects of the *corpus allatum* hormone in the male desert locust. II Spontaneous locomotor activity. *J. Exp. Biol.* 45, 51-63.

1966b - Growth and hormonal control of sexual maturation in the male desert locust *Schistocerca gregaria*. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, 118, 393-412.

1966c - The metabolic effects of the *corpus allatum* in the male desert locust. I Lipid metabolism. *J. Exp. Biol.* 45, 45-50.

1966d - Morphometric changes and the hormonal activity of the *Corpus allatum* on the adult male of the desert locust. *J. Insect. Physiol.* 12, 665-66 .

1966e - The fine structure of the *Corpus allatum* of the sexually mature male of the desert locust. *J. Insect Physiol*, 12, 819-828.

1966f - Ultrastructure of the development of the *Corpus allatum* in the adult male of the desert locust. *J. Insect. Physiol.* 12, 995-1002.

OSBORNE D.J., CARLISLE D.B. et ELLIS P.E. -
1968 - Protein synthesis in the fat body of the female desert locust *Schistocerca gregaria* Forsk, in relation to maturation. *Gen. Comp. End.* 11, 347-354.

OZBAS S. -
1957a - Morphological and histological studies on the *corpora allata and cardiaca* in *orthoptera*. *Commun. Fac. Sci. Ankara. C.* 19-44.

1957b - Two kinds of secretions in *corpora cardiaca* of *Locusta migratoria* L. Phase *solitaria*. *Commun. Fac. Sci. Ankara C.* 45-57.

OZBAS S. et HODGSON E.S. -
1958 - Action of insect neurosecretion upon central nervous system *in vitro*, and upon behavior. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 44, 825-830.

PAPILLON M. -
1960 - Etude préliminaire de la répercussion du groupement des parents sur les larves nouveau-nées de *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Bull. Biol. Fr. et Belg.* XCIII, 203-263.

1962 - Interactions du groupement, de l'alimentation et d'un facteur saisonnier sur *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Coll. Int. C.N.R.S.* n° 114, 2-4.

1965 - Influence de la photopériode et de la température sur les élevages de *Schistocerca gregaria* (Forsk). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 260, 6446-6448.

1967 - Facteurs écologiques et phases chez le criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk). *Thèse Doctorat Paris.*

1971 - L'hétérogénéité des populations nouveau-nées du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk) . Influence de la compression des oeufs dans l'oothèque. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 105, 220-241.

PARRY D.A. -
1951 - Factors determining the temperature of terrestrial arthropods in sunlight. *J. Exp. Biol.*, 28, 445-62.

PASQUIER R.
1938 - La lutte rationnelle contre le criquet marocain en Algérie. *C.R. Vth. Conf. Int. Rech. Anti-Acrid., Bruxelles*, 367-379.

PENER M.P. -
1965 - On the influence of *corpora allata* on maturation and sexual behaviour of *Schistocerca gregaria J. Zool.*, 147, 119-136.

1967 - Comparative studies on reciprocal interchange of *corpora allata* between males and females of adult *Schistocerca gregaria* (Forsk) (Orthoptera-acrididae). *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, 42, 139-148.

PENER M.P. et WAJC E. -
1966 - The effect of allatectomy on male sexual behaviour in adult *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides. Int. Symp. Insect. Endocr. Brno.*

PETTY G.J. et JANSEN A. -
1970 - Flight reactions of solitary phase brown locusts *Locustana Pardalina* (Walker) when systematically disturbed at different times of the day. *Phytophylactica* 2, 97-102.

PHIPPS -
1963 - Laboratory observations on the activity of Acridoidea. *J. Insect. Physiol.* 9, 531-543.

PICK F.E. et LEA A. -
1970 - Field observations on spontaneous movements of solitarious hoppers of the Brown Locust, *Locustana Pardalina* (Walker) and behavioural differences between various colour forms. *Phytophylactica* 2, 203-210.

PLOTNIKOV V. -
1915 - Report of the activities of the Turkestan Entomological station for 1912, 1913, 1914 and part of 1915 (en russe). Tashkent.

1927 - *Locusta (Pachytylus) migratoria* L. and *danica* L. as independent forms and their derivatives (en russe). *Tashkent, Usbekistan Plant Prot. Sta.*.

POELS C.L.M. et BEENAKKERS A.M. TH. -
1969 - The effect of *Corpus allatum* implantation on the development of flight muscles and fat body in *Locusta migratoria Ent. Exp. et Appl.* 12, 312-324.

POPOV G. -
1954 - Notes on the behaviour of swarms of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) during oviposition in Iran. *Trans. Roy. Ent. Soc. Lond.*, 105, 65-77.

1958 - Note on frequency and the rate of oviposition in swarms of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria*). *Ent. Monthly Mag.*, 94, 179-80. Ecological studies on oviposition by swarms of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in eastern Africa. *Anti locust Bull.*, n° 31.

POPOV G.B. et RATCLIFFE M. -
1968 - The sahelian tree locust *Anacridium melanorhodon* (Walker) *Anti - locust Memoir* 9.

PREDTECHENSKY S.A. -
1935a - Studies in the Desert Locust in Central Asia and Transcaucasus in 1929-1930 (en Russe avec résumé anglais). *Bull. Pl. Prot. Leningr.* (Ent) II, 75-340.

1935b - The annual cycle of the Desert Locust *Schistocerca gregaria* (Forsk) its migration and periodicity in Persia and adjacent countries of tropical and subtropical Asia. (En russe avec résumé en anglais). *Bull. Pl. Prot. Leningrad,* (ent.), n° 12.

PRINGLE J.W.S. -
1957 - *Insect flight. Cambridge University Press, London.*

PROKOPY R.J. et GYRISCO G.G. -
1965a - Summer migration of the Alfalfa Weevil, *Hypera postica* (Coleoptera : Curculionidae) *Ann. ent. Soc. Am.,* 58, 630-641.

1965b - Diel flight activity of migrating Alfalfa Weevils, *Hypera postica* (Coleoptera : Curculionidae). *Ann. ent. Soc. Am,* 58, 642-647.

PUMPHREY R.J. et RAWDON-SMITH A.F. -
1936 - Sensitivity of insects to sound. *Nature London.* 137, 990.

QUEINNEC Y., CAMPAN R. et GALLO A. -
1970 - Etude des réponses électrorétinographiques à différentes stimulations lumineuses chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) Comparaison entre les différentes phases. *Ins. Soc.* 17, 273-294.

QUO FU -
1959 - Reciprocal transplantation of gonads in the Adult Oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis Meyen. Science Record* 11, 567-572.

RAABE M. -
1964 - Nouvelles recherches sur la neurosécrétion chez les Insectes. *Ann. Endocr. Paris,* 25, 107-112.

RAINEY R.C. -
1955 - Observation of Desert Locust swarms by radar. *Nature,* 175-177.

1958a - Atmospheric movements and the biology of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *Proc. Linn. Soc. Lond.* 169, 73-74.

1958b - Some observations on flying locust and atmospheric turbulence in eastern Africa. *Quart. J.R. Met. Soc.* 84, 334-354.

1962 - Some effects of environmental factors on movements and phase change of locust populations in the field. *Coll. Int. CNRS. Paris,* 114, 175-199.

1963 - Meteorology and the migration of Desert Locusts. W.M.O. 138 T.P. 64 (*Anti-Locust memoir 7*) 1-115. Applications of synoptic meteorology to problems of locust control : some recent findings *Trop. Met. in Africa.*

1965 - The origin of insect flight : some implications of recent findings from palaeoclimatology and locust migration. *Proc. XII Int. Congr. Ent. (London,* 1964), 134.

1967 - Radar observations of Locusts swarms. *Science* 157, 3784, 98-99.

1969 - Effects of atmospheric conditions on insect movement. *Quart. Journ. Roy Met. Soc.* 95, 424-434.

RAINEY R.C. et ASHALL C. -
1953 - Note on the behaviour of the Desert Locust in a light beam. *Brit. J. Anim. Behav. 1,* 136-138.

RAINEY R.C. et WALOFF Z. -
1951 - Flying locusts and convection currents. *Anti locust Bull.,* n° 9.

RAINEY R.C., WALOFF Z. et BURNETT G.F. -
1957 - The behaviour of the Red Locust (*Nomadacris septemfasciata* Serville) in relation to topography, meteorology and vegetation ot the Rukwa Rift Valley, Tanganyika. *Anti locust Bull.* 26.

RAMANA MURTY V., ROY A.K., BISWAS K.R. et KHEMANI L.T. -
1964 - Observations on flying locusts by radar. *J. Sci. Industr. Res.* 29, 289-296.

RAO Y.R. -
1937 - A study of migration among the solitaries of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *C.R. (IV Confer. Int. Antiacrid. Le Caire* (1936), 10-11

1942 - Some results of studies on the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk) in India. *Bull. Ent. Res. London* 33, 241-65.

1960 - The Desert Locust in India. *Ind. Council Agric. Res. New-Delhi.*

1964 - Some thoughts on the solitaria phase of Locusts. *Indian J. Entomol.* 293-296.

RAO Y.R. et BHATIA D. -
1939 - On the probability of seasonal migration among the solitary phase individuals of *Locusta migratoria* in North-West India. *Indian J. Agric. Sci., Delhi,* 9, 79-107.

REGNIER P.R. -
1931 - Les invasions d'Acridiens au Maroc de 1927 à 1931. *Dir. Gen. Afr. Def. Cult. Rabat* 3.

REINHARD -
1927 - In Johnson 1969.

REMAUDIERE G. -
1954 - Etude écologique de *Locusta migratoria migratorioides* Rch. et Frm. (Orth. Acrididae) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. *Locusta*, 2, 1-248.

RENSING L. -
1966 - Daily rhytmicity of *Corpus allatum* and neurosecretory cells in *Drosophila melanogaster. Meig. Science* 144, 1586-1587.

1967 - Aspects of the circadian organisation of *Drosophila. In* "La distribution temporelle des activités animales et humaines", *MASSON, ED. Paris*, 17-35.

RICHARD G. -
1958 - Contribution à l'étude du phototropisme des insectes au cours de leur vol. *Congr. Intern. Ent. Montréal* (1956) 2, 571-575.

ROBERTS S.K. de F. -
1966 - Circadian activity rhythms in cockroaches - III The role of endocrine and neural factors. *J. Cell Physiol.* 67, 473-486.

ROCKSTEIN M. et BHATNAGAR P.L. -
1965 - Age changes in size and number of the giant mitochondria in the flight muscle of the common housefly (*Musca domestica* L.). *J. Insect Physiol.*, 11, 481-491.

ROEDER K.D. -
1948 - The effect of the potassium and calcium on the nervous system of the cockroach *Periplaneta americana. J. Cell. Comp. Physiol.*, 31, 327-338.

1963 - Nerve cells and insect behaviour, *Harvard University Press. Cambridge, Massachussets.*

ROFFEY J. -
1963 - Observations on night flight in the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *Anti-locust Bull.* 39.

1969 - The build up of the present Desert Locust plague. Pans 15, 1, 12-17.

ROFFEY J. et POPOV G. -
1968 - Environmental and behavioural Processes in a Desert Locust Outbreak, *Nature*, 219, 446-10.

ROFFEY J., POPOV G., HEMMING C.F. -
1970 - Outbreaks and recession populations of the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Bull. Ent. Rest.* (1968) 59, 675-680.

ROONWAL M.L. -
1947 - Variation and structure of the eyes in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Proc. Roy. Soc. B* 134, 245-272.

ROUSSEL J.P. -
1963 - Consommation d'oxygène après ablation des *Corpora allata* chez des femelles adultes de *Locusta migratoria* L. *J. Insect Physiol.* 9, 721-726.

1969 - Action de l'ablation et de l'implantation de *Corpora cardiaca* sur le rythme cardiaque de *Locusta migratoria* L. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 269, 1882-1884.

1971 - Le rythme cardiaque de *Locusta migratoria* L. *Thèse* Dbctorat? Strasbourg.

RUNGS C. -
1938 - Observation d'un vol en essaim d'*Aiolopus thalassinus* (Fab.) *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (A), 13, 135)136.

1945 - La lutte contre les criquets pèlerins adultes au cours de la campagne 1944-1945. *Terre maroc.* 15, 12-13.

1962 - Quelques aspects peu connus du comportement du criquet pèlerin au Maroc. *Coll. Int. C.N.R.S. Paris*, 114, 165-174.

SACKTOR B. -
1961 - The role of mitochondria in respiratory metabolism of flight muscle. *Ann. Rev. Ent.* 6, 103-130.

1965 - Energetics and respiratory metabolism of muscular contraction. *In* "Rockstein", the physiology of insecta 2, 483-580. *Acad. Press. New-York.*

SATIJA R.C. -
1957 - Studies of the course and functions of the giant nerve fibres from the eye and the tegumentary nerve to the ventral nerve cord in *Locusta migratoria. Res. Bull. Panjab. Univ. Zool.* 132, 511-519.

1958 - A histological and experimental study of *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) of nervous pathways in the brain and thoracic nerve cord. *Res. Bull. Panjab. Univ.* 72, 13-32.

SCHAEFER C.W. -
1938 - Physiological conditions which produce wing development in the Pea Aphid. *J. Agric. Res.* 57, 825-841.

SEVERIN H.H.P. -
1919 - Investigations of the Beet Leafhopper (*Eutettix tenellus* Baker) in California. *J. econ. Ent.* 12, 312-26.

1933 - Field observations on the Beet Leafhopper, *Eutettix tenellus*, in California, *Hilgardia*, 7, 281-350.

SIMON J., BHATNAGAR P.L. et MILBURN N.S. -
1969 - An electron microscope study of changes in mitochondria of flight muscle of ageing houseflies (*Musca domestica*) *J. Insect Physiol.* 15, 135-140.

SLIFER E.H. -
1951 - Some unusual structures in *Locusta migratoria migratorioides* and their probable function as thermoreceptors. *Proc. Roy. Soc. B.* 138, 414-37.

SMIT C.J.B. -
1960 - The behaviour of the brown locust in its solitary phase. *Tech. Commun. Dep. Agric. tech. Serv. Pretoria*, 1.

STAAL G.B. -
1961 - Studies on the physiology of phase induction in *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Thèse Doctorat Wageningen.*

STEGWEE D. -
1964 - Respiratory chain metabolism in the Colorado Potato Beetle. II Respiration and oxidative phosphorylation in "sarcosomes" from diapausing beetles. *J. Insect. Physiol.* 10, 97-102.

STEGWEE D., KIMMEL E.C., de BOER J.A. et HENSTRA S. -
1963 - Hormonal control of reversible degeneration of flight muscle in the Colorado Potato Beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coléoptera). *J. Cell Biol.*, 19, 519-27.

STOWER W.J. -
1959 - The colour of hoppers of the Desert Locust. *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Anti locust Bull.*, n° 32.

STOWER W.J., DAVIES D.E. et JONES I.B. -
1960 - Morphometric studies of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *J. Anim. Ecol.* 29, 309-339.

STRICH-HALBWACHS M.C. -
1959 - Contrôle de la mue chez *Locusta migratoria. Thèse Doctorat. Strasbourg.*

STRONG L. -
1965 - The relation/ships between the brain, *Corpora allata* and oöcyte growth in the central american locust *Schistocerca* sp. I The cerebral neurosecretory system, the *Corpora allata* and oöcyte growth *J. Insect Physiol.* 11, 135-146.
II The innervation of the *Corpora allata*, the lateral neurosecretory complex, and oöcyte growth. *J. Insect Physiol.* 11, 271-280.

1968a - Locomotor activity, sexual behaviour and the *Corpus allatum* hormone in males of *Locusta. J. Insect Physiol.*, 14, 1685-1692.

1968b - The effect of enforced locomotor activity on lipid content in allatectomised males of *Locusta migratoria migratorioides. J. Exp. Biol.* 48, 625-630.

SVIDERSKY V.L. -
1967 - Afferent mechanisms of the maintenance of flight in Locusts. *Symp. Neurobiol. Invert.* 479-485.

THOMSEN E. et LEA A. -
1968 - Control of the medial neurosecretory cells by the *Corpus allatum* in *Calliphora erythrocephala*. *Gen. Comp. end.* 12, 51-57.

TIETZ A. -
1961 - Fat synthesis in cell free preparations of the locust fat body *J. lipid. Res.* 2, 182-187.

1962 - Fat transport in the locust *J. lipid. Res.*, 4, 421-426 .

1967 - Fat transport in the locust ; the role of diglycerides. *Eur. J. Biochem.* 2.

TRIVELLONI J.C. -
1960 - Biosynthesis of glucosides and glycogen in the locust. *Archs. Biochem. Biophys.* 89, 149-150.

TUTT J.W. -
1899 - Migration and dispersal of insects : Lepidoptera. *Entomologist's Rec. J. Var.* II, 319-24.

URQUHART F.A. -
1960 - *The Monarch Buttefly (University of Toronto Press).*

UVAROV B.P. -
1921 - A revision of the genus *Locusta* L. *(= Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bull. ent. Res.* 12, 135-163.

1923 - Quelques problèmes de la biologie des sauterelles. *Ann. Epiphyt.* 9, 84-108.

1928 - Locusts and grasshoppers, a Handbook for their study and control. *Lond. Im. Bur. Ent.*, 13.

1929 - Weather and climate in relation to insects. *Pap. Conf. Empire. M. et C. Agric. Sect.)*, 130-147.

1962a - Allocution de la séance de clôture. *Coll. intern. du C.N.R.S.* 114, 319-328.

1962b - Development of arid lands and its ecological effects on their insect fauna. *In Arid Zone Research. XVIII. The problems of the Arid Zone, UNESCO, Paris,* 235-248.

1966 - Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology. *Cambridge Univ. Press.*

VAYSSIERES P. -
1920a - La lutte contre le criquet marocain en Crau en 1920. *Ann. Epiph.* 7, 114-167.

1920b - Observations biologiques sur *Dociostaurus maroccanus* en Crau. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 44, 359-363.

VENTER I.G. et POTGIETER W.J. -
1967 - Systematic discontinuities between eggs and hoppers from individual egg-pods of the brown locust. *S. Afric. J. Agric. Sci.*, 10, 293-298.

VERDIER M. -
1969 - Diapauses d'une souche de *Locusta migratoria migratoria* L. en phase grégaire, et conditionnement photopériodique ; comparaison avec d'autres acridiens. I Réponse imaginale. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 94, 55-70

VOLKONSKY M. -
1939 - Sur la photoakinèse des acridiens. *Arch. Inst. Pasteur, Algérie.* 17, 194-220.

1942 - Observations sur le comportement du criquet pèlerin *Schistocerca gregaria* (Forsk) dans le Sahara algéro-nigérien. *Arch. Inst. Pasteur, Alger,* 20, 236-247.

WAJC E. et PENER M.P. -
1969 - The effect of the *Corpora allata* on the mating behaviour of the male migratory locust. *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Israël Journ. Zool.* 18, 179-192.

1971 - The effect ot the *Corpora allata* on the flight activity of the male african migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.) *Gen. Comp. Endocr.* 17, 327-333.

WALKER P.R. et BAILEY E. -
1970 - Metabolism of glucose, trehalose, citrate, acétate and palmitate by the male desert locust during adult development. *J. Insect Physiol.*, 16, 499-509.

1971a - Effect of allatectomy on fat body lipid metabolism of the male desert locust during adult development. *J. Insect Physiol.* 17, 813-821.

1971b - Effect of allatectomy on the growth of the male desert locust during adult development. *J. Insect Physiol.* 17, 1125-1137.

1971c - Effect of allatectomy on fat body lipogenic enzymes of the male desert locust during adult development. *J. Insect. Physiol.* 17, 1359-1369.

WALKER P.R., HILL L. et BAILEY E.
1970 - Feeding activity, respiration, and lipid and carbohydrate content of the male desert locust during adult development. *J. Insect Physiol.* 16, 1001-1015.

WALOFF Z. -
1946 - A long range migration of the desert locust from southern Marocco to Portugal, with an analysis of concurrent weather conditions. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* (A) 21, 81-84.

1953 - Flight in the desert locust in relation to humidity. *Bull. Ent. Res.* 43, 575-580.

1958 - The behaviour of locusts in migrating swarms. *X Congr. Int. Ent. Montréal* (1956), 2, 567-569.

1961 - Fat content changes in migrating desert locust (*Schistocerca gregaria* Forsk). *11ème Int. Congr. Ent. Vienne*. 1960, 1, 735.

1962 - Flight activity of different phases of the desert locust in relation to plague dynamics. *Colloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sc.* 114, 201-216.

1963 - Field studies on solitary and *transiens* desert locusts in the Red Sea Area. *Anti locust Bull.* 40, 1-93.

1967 - *In* Albrecht 1967.

WALOFF Z. et RAINEY R.C. -
1951 - Field studies on factors affecting the displacements of desert locust swarms in eastern africa. *Anti locust Bull.* 9, 1-50.

WATANABE M.I. et WILLIAMS C.M. -
1951 - Mitochondria in the flight muscle of insects. I Chemical composition and enzymatic content. *J. gen. Physiol.* 34, 675-689.

WEED-PFEIFFER I.G. -
1945 - Effect of the *Corpora allata* on the metabolism of adult female grasshoppers. *J. Exp. Zool.* 29, 183-223.

WEIS-FOGH T. -
1949 - An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. *Nature Lond.*, 164, 873-874.

1950 - An aerodynamic sense organ in locusts. *8 th Int. Congr. Ent.* 1948, 584-588.

1952 - Fat combustion and metabolic rate of flying locusts *Schistocerca gregaria* (Forsk). *Phil. Trans. B.*, 237, 1-36.

1956 - Biology and physics of locust flight. I Basic principles in insect flight. A critical review. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 239, 415-458.
II Flight performance of the desert locust *Schistocerca gregaria*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* 239, 459-510.
IV Notes on sensory mecanism in locust flight. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B*, 239, 553-584.

1956e - The ventilatory mecanism during flight of insects in relation to the call of oxygen. *14th Int. Congr. Zool. Copenhagen*, 1953, 283-5.

1960 - A rubber like protein in insect cuticle. *J. Exp. Biol.*, 37, 889-907.

1964a - Diffusion in insect wing muscle,the most active tissue known. *J. Exp. Biol.*, 41, 229-256.

1964b - Biology and physics of locust flight. VIII Lift and metabolic rate of flying locusts. *J. Exp. Biol.*, 41, 257-71.

1964c - Functional design of the tracheal system of flying insect as compared with the avian lug. *J. Exp. Biol.* 41, 207-27.

1967 - Respiration and tracheal ventilation in locusts and other flying insects. *J. Exp. Biol.* 47, 561-587.

WET W.J. et WEBB D. VAN V. -
1952 - Field observations on the behaviour of hoppers of the brown locust in the swarming phase. *Sci. Bull. Dept. Agric. S. Afri.* 337.

WIGGLESWORTH V.B. -
1963a - Origin of wings in insects. *Nature, Lond.* 197, 97-8.

1963b - The origin of flight in insects. *Proc. R. ent. Soc. Lond.* (C) 28, 23-4.

WILSON D.M. -
1961 - The central nervous control of flight in a locust. *J. Exp. Biol.* 38, 471-490.

1962 - Bifunctional muscles in the thorax of grasshoppers. *J. Exp. Biol.* 39, 669-677.

1963 - A stretch reflex controlling wing beat frequency in grasshoppers. *J. Exp. Biol.* 40, 171-185

1965 - The flight control system of the locust. *Scient. Amer.* 213, 3-11.

1968 - The nervous control of insect flight and related behaviour. Advances in insect physiology 5. *Acad. Press. Lond. N. York.*

WILSON D.M. et WEIS-FOGH T. -
1962 - Patterned activity of co-ordinated motor units, studied in flying locusts. *J. Exp. Biol.*, 39, 643-667.

WILSON D.M. et WYMAN R.J. -
1965 - Motor output patterns during random and rhythmic stimulation of locust thoracic ganglia. *Biophys. Jl.* 5, 121-143

YANAGISAWA K., HASHIMOTO I. et KATSUKI Y. -
1967 - Frequency discrimination in the central nerve cords of locusts. *J. Insect Physiol.*, 13, 635-643.

YINON V., SHULOV A. et TSVILICH R. -
1971 - Audition in the desert locust : Behavioural and neurophysiological studies. *J. Exp. Biol.*, 3, 713-726.

YUDINA L.A., KNYAZAVA N.I. et SVIDERSKY V.L. -
1969 - The reflex mechanisms of initiation and inhibition of flight in locusts (*Locusta migratoria* L.). En russe : *Soc. Ent. U.R.S.S.* 53, 369-373.

ZOLOTAREVSKY B.N. -
1930 - Le criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* Sauss) à Madagascar. *Ann. Epiphyt.* 15 (1929), 185-236.

1933 - Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur, (*Locusta migratoria capito* Sauss) dans ses foyers permanents. *Ann. Epiphyt.* 19, 47-142.

ZOLOTAREVSKY B.N. et MURAT M. -
1938 - Rapport scientifique sur les recherches de la mission d'étude de la biologie des Acridiens en Mauritanie (A.O.F.). Première mission. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N. Alger*, 29, 20-103.

Manuels de la climatologie pour la lutte anti acridienne (F.A.O. Rome)

Section A, vents 1968

Section C, pluviomètre 1970.

Meteorology and the migration of desert locusts. Applications of synoptic meteorology in locust control. *Technical note n° 54. WMO n°138, TP 64.*

Meteorology and the desert locust. *Technical note n°69, WMO n°171 TP 85.*

VU :

Le Président de la Thèse

G. RICHARD

VU :

Le Directeur de Thèse

G. RICHARD

VU ET APPROUVE

RENNES, le

Le Directeur de l'U.E.R.
"Sciences du Comportement et de
l'Environnement",

S. VILLERET

VU ET PERMIS D'IMPRIMER

RENNES, le

Le Président de l'Université de Rennes

C. CHAMPAUD